23835

Revue Trimestrielle
Tome 26 – Fascicule 3
Septembre 1995

ÉCOLOGIE

ÉCOLOGIE
ÉCOLOGIE
ÉCOLOGIE

SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE

Association reconnue d'utilité publique

ISSN 1259-5314

- 2 JAN. 1996

Source : MNHN

Source : MNHN

R 3835

Revue Trimestrielle
Tome 26 – Fascicule 3
Septembre 1995

ÉCOLOGIE

ÉCOLOGIE
ÉCOLOGIE

SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE

Association reconnue d'utilité publique

ISSN 1259-5314

Bibliothèque Centrale Muséum
3 3001 00041570 2
Source : MNHN

ÉCOLOGIE

REVUE DE LA SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE

COMITÉ ÉDITORIAL

J.-C. AMIARD, Service d'Ecotoxicologie, Université de Nantes, 1 rue Gaston Veil, 44035 Nantes cedex.

F. ATHIAS-BINCHE, Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer.

M. BARBERO, Biosystématique et Ecologie Méditerranéenne, Université de Provence, case 461 bis, Avenue Escadrille Normandie Niemen, 13397 Marseille cedex 13.

D. BELLAN-SANTINI, Centre d'Océanologie de Marseille, Station Marine d'Endoume, rue Batterie des Lions, 13007 Marseille.

F. BLASCO, ICIV - Institut de la Carte Internationale de la Végétation - 13, avenue du Colonel Roche, BP. 4403, 31405 Toulouse cedex.

J.-P. CANCELA DA FONSECA, Laboratoire de Biologie Végétale et d'Ecologie Forestière, route de la Tour Dénecourt, 77300 Fontainebleau.

H. DECAMPS, C.E.R.R., C.N.R.S. 29 rue Jeanne Marvig, 31055 Toulouse cedex.

M. DUFRENE, Unité d'Écologie et de Biogéographie, Université catholique de Louvain, Croix du Sud, 5 B - 1348 Louvain-la-Neuve, Belgique.

M. ECHAUBARD, Laboratoire de Zoologie, Institut National Agronomique Paris-Grignon, 16, rue Claude Bernard, 75231 Paris cedex 05.

B. ELKAIM, Laboratoire d'Hydriobiologie, Université Pierre et Marie Curie, 12 rue Cuvier, 75005 Paris.

A. FRANCOEUR, Université du Québec à Chicoutimi, 555 Boulevard de l'Université, Chicoutimi, Québec, G7H 2B1, Canada.

S.I. GHABBOUR, Département des Ressources Naturelles, Université du Caire, Giza, Egypte.

F. MALAISSE, Laboratoire d'Ecologie, Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques de Gembloux, Passage des déportés, 2B - 5030 Gembloux, Belgique.

F. RAMADE, Laboratoire d'Écologie et de Zoologie, Université Paris-Sud, Bât. 442, 91405 Orsay cedex.

G. RELINI, Universitá di Genova, Laboratori di biologia marina, Ecologia animale, Via Balbi 5, 16126 Genova, Italie.

P. SILAN, URA-CNRS 698, « Biologie des Populations d'Helminthes Parasites » Station Méditerranéenne de l'Environnement Littoral, Université de Montpellier II, 1 Quai de la Daurade, 34200 Sète.

D. SIMBERLOFF, 109 Conradi Bldg, dept. of Biological Science, Florida State University, Tallahassee, FL 32306-2043, USA.

B. SOUCHIER, Laboratoire de Biologie Alpine, Université J. Fourier, B.P. 53X, 38041 Grenoble cedex.

P. TREHEN, Station Biologique de Paimpont, 35380 Plélan-le-Grand.

M. USHER, Scottish Natural Heritage, 2 Anderson Place, Edinburgh, EH6 5NP, Scotland, U.K.

ÉDITEUR

P. BLANDIN, Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire d'Écologie Générale,
4, avenue du Petit Château - 91800 Brunoy

COMITÉ DE RÉDACTION

P. BLANDIN, J.-P. CANCELA DA FONSECA, R. DAJOZ, L. PALKA

Muséum National d'Histoire Naturelle,
Laboratoire d'Écologie Générale,
4, avenue du Petit Château - 91800 Brunoy

Association Loi 1901 - reconnue d'utilité publique - ISSN 1259-5314 – TVA : FR 34 32 60 85 263 - SIRET 32 60 852 63 00019

Source : MNHN

Ecologie, t. 26 (3) 1995 : 131-158

THE EVOLUTION OF MUTUALISM AND OTHER FORMS OF HARMONY AT VARIOUS LEVELS OF BIOLOGICAL ORGANIZATION*

Egbert Giles LEIGH, Jr.[1] & Thelma Elizabeth ROWELL,[2]

[1]*Smithsonian Tropical Research Institute, Apartado 2072, Balboa, Panama*
[2]*Department of Integrative Biology, University of California, Berkeley, California, USA*

SUMMARY
(review paper)

At crucial stages in evolution, such as the origin of eukaryotes, metazoans and social groups, individuals benefitted by cooperating, and formed larger wholes. Mutualism is also pivotal in modern ecosystems. When can mutualism evolve ? Selection on individuals favors their group if, as for organelles grouped in host cells, groups exchange no migrants, each group has one parent group, and there are many more groups than individuals per group. Group members also cooperate if : 1. harming their group harms them, as in animals which need ALL members' help to avoid predators, or 2. other members can and will prevent acts which harm the group. A honeybee worker serves her colony rather than laying eggs, since most of her comrades are half sisters more related to the queen's young than hers, who eat any of her eggs they find.

KEY WORDS : Selection - Macroevolution - Symbiosis - Hierarchies - Ecosystems.

RÉSUMÉ
(article de synthèse)

L'ÉVOLUTION DU MUTUALISME ET DES AUTRES FORMES DE RELATIONS HARMONIEUSES ENTRE ESPECES À DIFFÉRENTS NIVEAUX DANS L'ORGANISATION DU VIVANT

À certaines périodes critiques de l'évolution – notamment celles qui concernent l'origine des eucaryotes, l'apparition des métazoaires et des groupes sociaux – les individus ont obtenu des avantages en coopérant. Ils ont alors eu tendance à former de plus grands ensembles et le mutualisme reste un pilier du fonctionnement des écosystèmes actuels. Dans quelles circonstances le mutualisme peut-il évoluer ? Les facteurs de sélection qui jouent sur les individus favorisent leur groupe si, comme dans le cas des organites d'une cellule-hôte, les groupes n'échangent pas de migrants, tous les individus d'un groupe ont le même groupe parental et si le nombre d'individus par groupe est nettement inférieur au nombre de groupes. Les membres d'un groupe tendent également à coopérer si (1) tout dommage fait au groupe est dommageable pour l'individu, comme dans le cas où des animaux ont besoin de l'aide de tous les membres du groupe pour éviter les prédateurs, ou (2) les autres membres du groupe ont la possibilité de s'opposer à ce qui est dommageable au groupe et agissent en conséquence. Une abeille se rend utile à son groupe en tant qu'ouvrière plutôt qu'en pondant des œufs qui seraient mangés par ses congénères, parce que celles-ci sont en fait des demi-sœurs plus proches des descendants de la reine que ne le seraient ses propres descendants.

MOTS CLÉS : Sélection - Macroévolution - Symbiose - Hiérarchie - Écosystèmes.

* Manuscrit reçu le 17 mars 1995 ; version révisée acceptée pour publication le 27 novembre 1995

Source : MNHN

INTRODUCTION

Does natural selection imply an unrestrained competition which leaves no place for mutualism or cooperation ? Is evidence for mutualism evidence against evolution by natural selection ?

Darwin did not think so. When he was writing, the ideas of Adam SMITH were "in the air." Adam SMITH viewed competition as the engine which drives the development and maintenance of the complex mutualisms underlying human civilization. DARWIN noticed the mutualistic aspects of ecosystems (DARWIN 1859, THOMPSON 1994), and did not consider them evidence against his theory.

To learn when natural selection favors mutualism, and what rôle mutualism plays in evolution, I will pose three questions :

1) How has selection for harmony helped to shape the evolution of life on earth ?

2) Under what circumstances will natural selection favor the evolution of harmony - benevolent, "neighborly" interactions, or, better yet, co-operation- among a group's members ?

3) What are some of the ecological consequences of selection for harmony ?

I will begin by explaining why I think these questions matter. I will then outline some major episodes in the evolution of life where natural selection for harmony played an unquestionable rôle. Next, I will describe some circumstances which allow the evolution of harmony. Finally, I will consider how mutualisms shape modern ecosystems. I will *not* try to assess the relative importance of mutualism and selfish exploitation in shaping modern ecosystems.

THE EVOLUTION OF HARMONY AND THE ORIGIN OF COMPLEXITY

HIERARCHY THEORY AND MAKING COMPLEX WHOLES FROM SIMPLER PARTS

To show why these questions matter, I will start from the one idea in "hierarchy theory" which I think captures a genuine and important truth : the virtue of making larger wholes by combining "ready-made" parts. This idea is embodied in KOESTLER's (1967) parable of two watchmakers. One, which he called Bios, started each watch by making sub-assemblies of ten basic parts apiece, then forming assemblies of ten sub-assemblies apiece, and so forth, until he had a finished watch. His counterpart Mekhos constructed watches basic part by basic part, without benefit of intermediate sub-assemblies. Both watchmakers were subject to interruptions, which undid the structures which they were currently assembling. An interruption cost Bios no more than the ten steps of this current level of assembly, while his counterpart Mekhos could lose as many steps as there are basic parts in a watch. As interruptions are a fact of life, only Bios could finish any watches.

This parable has many reflections in biology. FISHER (1930) argued that the more complex is a structure, the less likely it is to be improved by a random change in it. As LEWONTIN (1978, p. 230) remarked, there must accordingly be some degree of independence between the effects of different genes, else the entity affected by a mutation would be so complex that the chance of a random mutation effecting an improvement in it would be too slight to provide the new favorable variants required to fuel continued evolution. In other words, mutations are more likely to be favorable if the organism is constructed as a set of quasi-independent modules.

Another, more fundamental, application of the same principle is that, to build complicated wholes, it is best to start with a reasonably trustworthy set of self-contained, ready-made parts. The biological counterpart of this principle is that the most spectacular increases in organismic complexity have arisen by combining collections of pre-existing individuals into larger, more complicated, but harmonious, wholes (MAYNARD SMITH and SZATHMARY 1995).

SELECTION AMONG GROUPS AND TURNING PARASITES INTO ORGANELLES

Eukaryotic cells evolved by combining parts to form more elaborate wholes. The mitochondria, chloroplasts, and cilia of eukaryotic cells, and perhaps even the spindle apparatus that makes mitosis and meiosis possible for eukaryotes, apparently descend from micro-organisms which either invaded ancestral eukaryotes or were "eaten" by them (MARGULIS 1981, MARGULIS and SAGAN 1986). Most of these organelles possess their own DNA or RNA, in which resides the primary evidence of their ancestors' existence as independent organisms (GRAY 1983, MARGULIS & SAGAN 1986). In short, eukaryotes evolved through a series of invasions by different endosymbionts, which the ancestors of eukaryotes eventually incorporated as essential features of their structure. Indeed, it was logical for eukaryotes to evolve thus. As DYSON (1985, pp. 12-13) put it :

> *"A living cell, in order to survive, must be intensely conservative. It must have a finely tuned molecular organization and it must have efficient mechanisms for destroying*

Source : MNHN

promptly any molecules which depart from the overall plan. Any new structure arising within this environment must be an insult to the integrity of the cell. Almost by definition a new structure will be a disease which the cell will do its best to resist. It is possible to imagine new structures arising internally within the cell and escaping its control, like a cancer growing in a higher organism. But it is much easier to imagine new structures coming in from the outside like infectious bacteria, already prepared by the rigours of independent living to defend themselves against the cell's efforts to destroy them."

How could a common interest in the good of their cell evolve among so promiscuous a mix of quondam parasites ? In general, intracellular parasites face an evolutionary choice between making "permanent" territories of the cells they invade, or using them as disposable springboards for infecting other cells. Which alternative is chosen depends on how rapidly the prospects of finding new hosts increases with increase of virulence and its attendant risk to the current host (MAY & ANDERSON 1983, 1990). If an initially virulent parasite infects every available host, however, the lack of new hosts favors "caring for" currently occupied hosts, just as the lack of more new land to colonize favors farmers who can cultivate their current holdings sustainably (NETTING 1990). The ancestors of organelles eventually made territories of their host cells, from which they excluded would-be immigrants. Nowadays, this territoriality is reflected at fertilization, when the few organelles carried in by the sperm are usually destroyed by their more numerous counterparts within the egg (EBERHARD 1980).

The conflicts of interest which do occur between organelles and their host cells, and the means by which they are suppressed (EBERHARD 1980), suggest how a common interest has evolved between these organelles and their hosts. Conflicts arise either because different organellar genotypes compete within a cell by means inimical to that cell, or because there is a conflict of interest between nuclear and organellar genes (EBERHARD 1980). Intracellular competition between organelles usually injures their cell for the same reason that competition between different parasite genotypes within a host favors increased virulence, injurious to the host (Bremermann & PICKERING 1983, MAY and ANDERSON 1990, HURST 1990). Conflict of interest between organelles and nuclear genes is reflected by cytoplasmic mutants which favor all-female sex ratios because females, unlike males, pass cytoplasmic organelles to their offspring (EBERHARD 1980, COSMIDES & TOOBY 1981, HURST 1992, 1993), and nuclear genes which suppress cytoplasmic sex ratio distortion because males and females contribute equally to the nuclear genomes of the next generation (FISHER 1930).

Conflicts of interest between host cells and an invading species of endosymbionts can be suppressed by minimizing genetic variance among the symbionts within a host, and linking the symbionts' reproduction indissolubly to that of their hosts. By making territories of their host cells, ancestral organelles set the stage for both developments. Selection among sexually reproducing hosts favors inequality between egg and sperm when such "anisogamy" spares zygotes the inconveniences of a protracted combat between paternal and maternal organelles (COSMIDES & TOOBY 1981). Such anisogamy is the rule among animals, where an egg carries orders of magnitude more mitochondria than the sperm which fertilizes it (BIRKY 1991, p. 113). Where organellar territoriality enforces uniparental transmission of organelles, there is almost no genetic variation among the 100 to 10 000 organelles of a given type which live in each of an organism's cells (BIRKY 1991). Most animals, plants and fungi inherit organelles from the mother -although conifers inherit chloroplasts paternally (BIRKY 1991, CLEGG *et al.* 1991). In many species of single-celled organisms, one parent provides the organelles when sexual reproduction occurs, although when yeasts mate, their mitochondria fuse (BIRKY 1991). Minimizing genetic variance among the organelles of a given type within a host was a crucial step. The inescapable conflict of interest between organelles, which only reproduce through females, and nuclear genes, which favor devoting equal effort to each sex (COSMIDES & TOOBY 1981), creates a contest between cytoplasmic sex-ratio distorters and nuclear suppressors analogous to the "gene-for-gene" contests between infective rusts and resistant flax or wheat (BURDON 1987). In most species, however, lack of genetic variation among organelles enables the nuclear genes' interest in an even sex ratio to prevail- saving these species from extinction.

The subordination of selection among a protist's organelles to selection among the protists which carry them is a case where selection among populations overrides selection among the individuals within a population. The effectiveness of selection on a population of entities, whether these entities be organisms, or populations of organisms, depends jointly on the selection's intensity -the proportionate impact on an entity's reproductive success of a unit change in the characteristic under selection, and the genetic variance among this population's entities in the selected characteristic. Selection among populations is more likely to override selection within populations the higher the genetic variance among, relative to that within, populations (LEIGH 1983). This ratio is highest when there

Source : MNHN

is no exchange of migrants between populations, each population descends from a single pre-existing population, and there are many more populations than individuals per population (see Appendix, §4). The predisposition of the invading ancestors of modern organelles to make territories of the cells they occupied, led to their subjection to a group selection (each group being the inmates of a cell) so effective that a modern "eukaryotic cell can be likened to a society of a nucleus and a crowd of subcellular organelles in which all members co-operate for the common good." (EBERHARD 1980, p. 231). Indeed, it is astonishing that subcellular organelles descend from independent organisms, so perfectly are these organelles designed to serve the cells to which they belong.

Parasites have transformed into symbionts in the laboratory. A laboratory strain of amoebas became infected by rod-shaped bacteria, with between 60,000 and 150,000 living in each amoeba. At first, these bacteria killed most of the amoebae they infected, and greatly slowed the growth rate of survivors. These bacteria appeared to be obligatory parasites : they would not grow on any medium save the amoebae (JEON 1972). The infected population, however, did not die out, and was maintained for many years. Five years after the infection appeared, amoebae were carrying as many bacteria per cell as before, but they now grew and multiplied as fast as normal amoebae (JEON 1972, 1987). Moreover, these amoebae could not survive if their bacteria were removed, while their bacteria were no longer dangerous to "naive" amoebae (JEON 1972, 1987, JEON & AHN 1978).

SEXUAL REPRODUCTION, GROUP SELECTION, AND MULTICELLULAR ORGANISMS

Sexual reproduction played a major rôle in aligning the advantage of individual cells in a multicellular organism with the good of their organism. Indeed, the evolution of multicellular organisms hinged upon the production of one-celled zygotes by sexual reproduction, and the mitotic division of these zygotes to form organisms whose cells were genetically identical, save for mutational error (MAYNARD SMITH 1988). Since each zygote is genetically unique, while the cells of the organism that grows from it are genetically nearly identical, selection among organisms overrides selection among cells within organisms (Maynard Smith 1988). Nowadays, where there is risk that cells may migrate from one individual to another, defenses such as histoincompatibility systems have evolved to prevent it (BUSS 1987), as if it were important to preserve the genetic uniqueness and homogeneity of individuals.

Multicellular organisms have developed defenses against selfish cell lineages, such as cancers, which arise by somatic mutation and spread in ways which injure their organism. In animals, such defenses include sequestration of the germ line (to prevent mutant lineages from invading it to further their own reproduction) and maternal control of the early stages of development (to minimize damage from a selfish lineage). In plants, rigid cell walls prevent the metastasis of selfish cell lineages throughout the organism (BUSS 1987). These defenses, however, presumably evolved only because evolution among organisms routinely overrode selection among cells within organisms.

An organism's "choice" of defense against selfish cell lineages involved tradeoffs which distinguish whole kingdoms of life. For example, the rigid cell walls of plants prevent sequestration of the germ line. Thus plants, which can reproduce by cloning or fragmentation, are less individual than flies, snails or squirrels, so theorists tie themselves in useless knots over whether morphological individuals (ramets) or clones (genets) are the units of evolution.

THE EVOLUTION OF COOPERATION AND THE ORIGIN OF LIFE

Evolving harmony among different components appears to have played an essential rôle in the very origin of life. The first replicating elements were presumably fragments of RNA, whose size was limited, perhaps to 100 bases or less, by the inaccuracy of their replication (EIGEN *et al.* 1981). Such small elements could only perpetuate their self-replication as parts of "hypercycles." In hypercycles, each type of RNA element programmed an enzyme, or served as a ribozyme, which catalyzed the next in a circular causal chain where, say, A enabled B to multiply, B enabled C to multiply, and C enabled A to multiply. (EIGEN *et al.* 1981).

Yet the future of a hypercycle is assured only if the hypercycle is not vulnerable to "parasitic elements", for example, a variant B' which multiplies more rapidly than B when A is present, but which does not enable C to multiply. How can hypercycles be organized or structured so that RNA variants will spread in them only if they benefit the hypercycle as a whole ? For a variant B' to benefit by enhancing C's multiplication, or to suffer from hindering it, the consequences of its change must affect B' more than its competitors. This would be true if the hypercycle were replicated in many small compartments, say protenoid spheres or "cells" of coacervates, where a variant affects only its own compartment (EIGEN *et al.* 1981, MAYNARD SMITH 1979, 1988), SZATHMARY & DEMETER 1987). The principle here is the same one by which those parasites which make territories of their hosts are the most likely to become beneficial symbionts, and by which a farmer is most likely to care for his land if he and his descendants predictably benefit most from his improvements and suffer most from his abuses (as is true for small-holders with stable land tenure : NETTING 1989).

Source : MNHN

It is also true that if each RNA element interacts only with very near neighbors, as is true for molecules in the "reaction-diffusion" systems which generate the curious spiral waves of the Belousov-Zhabotinsky reaction, then parasitic elements will tend to disappear (BOERLIJST & HOGEWEG 1991, MAY 1991).

HONEST MEIOSIS AND THE EVOLUTION OF A COMMON INTEREST AMONG GENES

We have seen that the evolution of genuine multicellular organisms (as opposed to aggregations of cells) presupposes genetic differences between these organisms and genetic identity among any one organism's cells. Only sexual reproduction can create a population of organisms each of which is genetically unique. Sexual reproduction involves a fusion of gametes, and therefore, some form of reduction division which intervenes between the diploid zygote and the haploid gametes. Especially in organisms where one sex produces an excess of gametes, reduction division is vulnerable to genetic elements which cause their cells to attack sister cells (HAIG 1993), thereby enhancing their own representation among the organism's **viable** gametes.

In fact, multicellular organisms with differentiated tissues all descend from organisms which produce haploid cells by meiosis (MARGULIS & SAGAN 1986). Meiosis determines, for each autosomal locus, which of a parent's two genes at that locus a given gamete will receive. At most loci, meiosis is the fairest of lotteries. Consider, for example, a male heterozygous at two loci, **A** and **B**, on different chromosomes, whose genotype is represented as **AaBb**. Normally, a sperm has probability 1/2 of receiving **A** rather than **a**, and probability 1/2 of receiving **B** rather than **b**. Moreover, since **A** and **B** are on different chromosomes, the inheritance of **A** rather than **a**, and the inheritance of **B** rather than **b**, are independent events : the occurrence of one does not affect the probability of the other's occurrence.

What prevents alleles from biassing meiosis in their own favor ? We shall find that the "fairness" or "honesty" of meiosis represents the common interest of an organism's autosomal genes (LEIGH 1971, 1977). Where there are many chromosomes, selection can enforce this common interest with almost complete success (LEIGH *et al.* 1985, LEIGH 1987). This multiplicity of chromosomes constitutes a parliament of genes where the common interest of the whole can overcome the "cabals of a few" (LEIGH 1971). The fairness of meiosis is crucial to the evolution of multicellular organisms, because it assures that an allele cannot spread unless it benefits the individuals which carry it (MAYNARD SMITH 1988; LEIGH 1987, 1991).

Let us begin by supposing that in male bearers, **A** biasses meiosis in its own favor, perhaps by destroying the **a**-bearing chromosome when the two pair off in the early stages of meiosis, so that 95 to 100% of the sperm produced by an **Aa** male carry **A** (destroying half a human male's sperm would not greatly impair his capacity for fatherhood), or by ensuring that its chromosome, rather than the alternative, is passed on to the egg rather than a polar body destined for destruction (ZIMMERING *et al.* 1970). Alleles which bias meiosis in their own favor are known from a very few loci in each of a wide variety of organisms (ZIMMERING *et al.* 1970, WERREN *et al.* 1988). Such a "segregation-distorter allele" **A** can spread rapidly through a population. Indeed, theory predicts that strong distortion of the meiotic segregation-ratio can enable an allele to spread a phenotypic defect through a population which causes its extinction. LYTTLE (1977) experimentally confirmed this prediction by translocating the Segregation-Distorter locus from the second to the Y chromosome of *Drosophila melanogaster*, and introducing males carrying the distorter Y chromosome into cages containing normal flies. Most of the sperm received by females mating with males carrying the distorter Y chromosome carried this chromosome, so nearly all their offspring were males carrying the distorter Y. This nearly two-fold advantage of the distorter Y chromosome spread it quite rapidly through the caged populations to which it was introduced, even though many of these populations died out for lack of enough females to "carry on the race" (LYTTLE 1977). In short, segregation distortion opens the possibility of a conflict of interest between a "selfish" distorter allele, and both the individual whose death it may hasten, or whose reproductive value it may impair, and the species whose extinction it may cause.

Now let us consider the effect on the **B** locus of an (unlinked) segregation distorter **A** which spreads a phenotypic defect through the population. At meiosis, **B** and **b** assort independently of **A** and **a**: no allele at the **B** locus can benefit by "riding **A**'s coattails". On the other hand, a mutant **B'** at the **B** locus which suppresses **A**'s distortion, restoring the honesty of meiosis, spares some of its bearers from the segregation distorter **A** and the phenotypic defect **A** causes. Restoring the honesty of meiosis among **B**"s descendants increases their aggregate reproductive value, so natural selection spreads **B'** through the population (LEIGH 1971, PROUT, BUNDGAARD & BRYANT 1973). Thus we may speak of a common interest of the genome as a whole in enforcing the honesty of meiosis. In effect, honest meiosis aligns the interest of each of an individual's genes with the good of that individual by allowing alleles to spread only if they benefit their carriers. What evidence is there that the common interest of the genome as a whole does enforce fair meiosis ? In the first few species with chromosomally determined sex to be carefully studied, such as humans and falcons, no genetic variation in sex ratio could be

Source : MNHN

detected (WILLIAMS 1979). Significant variation in hatchling sex ratio is rare among birds (CLUTTON-BROCK 1986). Sex ratio can vary within mammal populations, but this variation appears to reflect, not distortion of meiotic segregation-ratios, but features such as weight differences between X- and Y-carrying sperm (CLUTTON-BROCK & IASON 1986). For example, variation in the female reproductive tract over the reproductive cycle, or with the animal's condition, affects sex ratio by influencing the degree of spatial segregation in X- and Y-carrying sperm (CLUTTON-BROCK & IASON 1986, pp. 386-387).

WILLIAMS (1979) used the absence of genetic variation in chromosomally determined sex ratios to question the adaptive theory of sex ratio. I believe that this absence has far broader implications. Selection on small deviations from optimal sex ratio is notoriously weak (LEIGH 1970): if such mutants were frequent, many of them would increase to substantial frequencies before selection checked their spread (KIMURA 1965, LANDE 1976A, TURELLI 1984, eq. 3.16; LEIGH *et al.* 1985). The absence of genetic variation in sex ratio suggests that mutations affecting sex ratio are extremely rare. If mutations affecting sex ratio, which can take advantage of the obvious morphological differences between the sex chromosomes, are so rare, surely mutations affecting autosomal sex-ratios are even rarer, as WU & HAMMER (1991, p. 185) argued on other grounds. Why should segregation distorters occur so rarely ?

Some of LYTTLE's caged populations survived the introduction of males bearing the distorter Y, perhaps because distortion of Y against X was less extreme in these populations. A curious chromosomal non-disjunction mutant, which does not concern us further, partially restored the proportion of females produced by some of these populations (LYTTLE 1981). Other populations evolved a sex ratio slightly closer to normal during the course of LYTTLE's (1979) experiment. Loci on all chromosomes contributed to this change, suggesting that the common interest of the genome as a whole in honest meiosis is not merely a theoretical construct, but a natural phenomenon with observable effects. Over evolutionary time, segregation distorters with harmful phenotypic effects must time and again have been hung up in polymorphisms where the advantage of distorter heterozygotes just balanced the sterility or lethality of distorter homozygotes, as is true for the Segregation-Distorter locus in *Drosophila* and the *t* haplotypes of house mice today (PROUT *et al.* 1973, Lewontin and Dunn 1960, Silver 1985). Such balanced polymorphisms allow time for mutants restoring the honesty of meiosis to occur and spread. Has the restoration of honest meiosis in the face of challenges from successive harmful segregation distorters eliminated the "easy" ways to bias meiotic segregation ratios ? Despite the great initial advantage accruing to segregation distortion, distorter alleles are rather rare (WILLIAMS 1979, CROW 1991). Moreover, the means by which known segregation distorters bias meiosis in their own favor have proven extraordinarily difficult to detect (CROW 1991), as if the "obvious" means of doing so had been blocked.

VON NEUMANN & MORGENSTERN (1944) could find no theoretical basis for the idea that economic competition can work for the common good. Inconscient nature has been far cleverer: meiosis is a working model of ADAM SMITH's (1759, 1776) idea that if a society's members share, and can enforce, a common interest in rules which exclude dysfunctional modes of competition, competition among those members works for their society's good. Unlike human societies, genomes lack members rich or powerful enough to bend the rules in their own favor. Arranging genes in chromosomes, however, seems to have been a necessary precondition of honest meiosis: transposable elements, which can jump from one chromosome to another, can spread without benefitting their carriers (CHARLESWORTH & LANGLEY 1991).

The evolution of eukaryotes required the *subordination* of lineages of quondam parasites or aliens to the good of their host cells. Sexual reproduction among organelles is rather rare, (THOMPSON 1994). Mitochondrial genomes of yeast and plants do recombine repeatedly, but chloroplast genes recombine only within an individual plastid, and genes in animal mitochondria may never recombine (BIRKY 1991, p. 117). Most eukaryotes, by contrast, engage in sexual reproduction rather frequently. Apparently, in animals organelles no longer contribute to the adaptive evolution of their hosts. The evolution of complex multicellular organisms involves mechanisms meant to ensure that an individual's cells serve that individual (BUSS 1987). It would be just to remark that an individual's cells had better hang together, lest they hang separately: cells do share a common interest in their individual's welfare. Yet, among such animals as insects and chordates, the sequestration of the germ line represents a genuine *subordination* of cells to individuals. The honesty of meiosis is a very different story: it represents a common interest among equals, a sort of reciprocal altruism.

ANIMAL SOCIETIES

Group living appears when it is easier for an animal to avoid being eaten, or to acquire information about, or access to, food or other resources by living in a group. Once animals aggregate in groups, however, there seems to be a dichotomy between groups in whose evolution subordination of some individuals to others plays a prominent rôle, and groups which evolve by a more nearly symmetrical reciprocal altruism.

Source : MNHN

Social Insects

Subordination has played an essential rôle in the evolution of social behavior among hymenoptera and termites. The varied degrees of social behavior allows one to divine the stages by which social behavior evolved (WEST-EBERHARD 1981). Among insects which live in groups, an insect's reproductive success hinges primarily on its ability to win in social competition, rather than its capacity for coping with other aspects of its environment (WEST-EBERHARD 1979). Among insects which cannot reproduce successfully outside a group, some resources needed for reproduction will be in short supply within a group, and competition for these resources may create "winners" and "losers." This circumstance often favors a division of labor where losers help related winners reproduce, by performing tasks for which the winners are less suited, or lack time for (WEST-EBERHARD 1981). For example, females which are aggressively defending nest cells and newly laid eggs have little time to forage. On the other hand, losers whose newly laid eggs have just been destroyed to make room for a dominant's egg may still retain the instinct, appropriate to a wasp whose ovary now lacks a mature egg, to care for their dominant's neglected brood. Moreover, the ovaries of wasps which dominants prevent from laying eggs often degenerate, and the continued lack of a mature egg in the ovary may prolong the loser's tendency to care for the winner's brood (WEST-EBERHARD 1987). Thus group living can transform a tendency for social parasitism among winners and an instinct to care for brood among eggless losers into the basis for a division of labor essential to the group's welfare.

Even after division of labor is established, there is abundant opportunity for conflict. For example, unmated hymenopteran workers can lay male eggs. As an ant queen is more closely related to her sons than her grandsons, it pays her to prevent workers from laying eggs. In many ant species, queens tend to attack those workers with the most developed ovaries (HEINZE *et al.* 1994). Ant workers are also more closely related to their sons than their nephews, so a worker benefits from laying eggs while making her colleagues help the colony. Thus conflict also arises over which workers, if any, may reproduce (HEINZE *et al.* 1994). Similar conflicts also arise within colonies of primitive termites (ROISIN 1994). Here, young termites stay in their nest and help their parents before growing wings and flying off to found new colonies. Helping their parents enhances their colony's survival, which assures the young termite's own life support system. Nevertheless, a termite worker would benefit by growing wings as fast as possible and flying off to reproduce, while having its siblings continue to help its parents. Accordingly, workers fight, biting each other's wing-buds, over which of their number should graduate to the reproductive stage (ROISIN 1994). As in human societies, it pays to reap the profit while others do the work ... if one can get away with it.

The conflicts of interest between winners and losers, or between different losers, can be eliminated by (nearly) annihilating a loser's chance of personal reproduction, that is to say, by differentiating reproductive queens and non-reproductive workers into permanent castes (ROISIN 1994). If a colony's workers cannot reproduce on their own, they share a common interest in their queen's reproductive success. A honeybee queen nearly eliminates worker reproduction by mating with 18 to 20 males and mixing the sperm thoroughly. A worker benefits by eating eggs laid by half-sisters, because a half-sister's son is less closely related to her than a brother, a son of her queen (RATNIEKS & VISSCHER 1989). Because the sperm are well mixed, most of a worker's comrades are half-sisters, which eat any of her eggs that they find. Accordingly, most of the eggs that workers do lay, are eaten. Perhaps as a result, workers in colonies with healthy queens lay few eggs (RATNIEKS 1993). By eating each other's eggs, workers develop a common interest in enhancing their queen's reproduction. The queen need do nothing further to force them to help (RATNIEKS & VISSCHER 1989). A leafcutter ant queen also mates with several males (HÖLLDOBLER & WILSON 1990, p. 600), but an army ant queen mates only once (FRANKS & HÖLLDOBLER 1987). Ant workers, however, rarely lay eggs in colonies with healthy queens, because these queens produce a pheromone which "prevents" them from doing so. Why should this pheromone be obeyed ? Apparently, in complex ant societies, ant workers lay eggs so much more slowly than their queen that they do better to help her (HEINZE *et al.* 1994). Moreover, the larger and more complex an ant colony, the more its workers tend to treat their queen as a valued resource rather than as a rival (HÖLLDOBLER & WILSON 1990, p. 194). Like queen honeybees, queens of complex ant societies need not *force* their workers to do suitable labor : intragroup conflict is a characteristic of smaller, less complex, ant societies (HEINZE *et al.* 1994).

Although an ant queen creates a common interest with her workers essentially by sterilizing them, ant workers are not merely extensions of their queen's body. When the queen's interest does conflict with the common interest of her workers, the common interest of the workers prevails. In monogynous ant colonies, workers benefit most by devoting three times as much effort to raising female as male reproductives, while it is in the queen's interest to devote equal effort to each : the sex ratio favored by the workers (which happens to be the one better for the *species*) is the one the ant colony adopts (TRIVERS & HARE 1976, CHARNOV 1982). The power of ant workers is illustrated in other ways. When an army ant (*Eciton burchelli*) colony divides, workers of the "new" half choose their queen and her mate (FRANKS & HÖLLDOBLER 1987).

Source : MNHN

Honeybee colonies are marvels of self-organization (SEELEY & LEVIEN 1987, SEELEY 1989a). A honeybee colony adjusts its foraging to the changing pattern of available pollen and nectar through the independent reactions of each forager to the quality of its own food source, the time required for food storer bees to accept their nectar, and, perhaps, the protein content of the gland secretion which returning foragers receive from nurse bees (SEELEY *et al.* 1991, SEELEY 1989b, 1994; CAMAZINE 1992). More generally, honeybee workers adjust their division of labor to changes in the colony's needs. Honeybee workers pass through a sequence of tasks as they age, beginning with the least risky ones, such as nursing the brood, which are performed within the nest, and ending as foragers, the riskiest task of all (ROBINSON 1992). It is as if workers were trying to protect their future prospects of reproduction as much as possible, for as long as possible (WEST EBERHARD 1981). Ironically, this expression of worker self-interest simplifies the division of labor. A honeybee worker's progress from one task to another is governed by its titer of juvenile hormone (ROBINSON *et al.* 1989). Workers with different fathers are differently represented at the colony's tasks (ROBINSON *et al.* 1989), perhaps because a worker's genotype influences her sensitivity to different environmental cues for choice of task (ROBINSON & PAGE 1988). A worker's "*cursus honorum*", however, adjusts in response to her colony's needs. If most of the colony's older workers are removed, some of the remaining workers become foragers at an earlier age than usual. If most of the colony's younger workers are removed, some of the remaining younger workers continue caring for the brood longer than usual (ROBINSON *et al.* 1989): indeed, if all brood nurses are removed, some foragers will revert to nursing brood (ROBINSON 1992). These shifts apparently reflect adjustments in titer of juvenile hormone to the changed conditions of the colony (HUANG & ROBINSON 1992).

Ants also provide striking examples of "self-organized" societies. For example, a colony of army ants, *Eciton burchelli* contains perhaps a half-million workers. By following a few simple rules, the ant's foragers collectively form become an effective team for obtaining prey and transporting it back to the bivouac. These ants form a bivouac of their own bodies which regulates temperature inside it to ± 1° C. Despite the simple behavior and the apparently limited attainments of the individual workers, army ant colonies are remarkably adaptable and efficient foragers (FRANKS 1989). Leafcutter ant colonies, with their millions of workers, exhibit a remarkably subtle and refined division of labor (HÖLLDOBLER & WILSON 1990).

Nonetheless, there is room for conflict in complex societies of both bees and ants. Because a honeybee queen mates with many males, workers rearing larvae destined to be queens would benefit by discriminating in favor of full sisters (PAGE *et al.* 1989), a form of nepotism ants avoid by mating only once. Interestingly, honeybee workers caring for future queens discriminate weakly, if at all, in favor of full sisters (RATNIEKS & REEVE 1992). On the other hand, a honeybee queen and her workers favor similar sex ratios among their colony's reproductives (RATNIEKS & REEVE 1992), while, as we have mentioned, in an ant colony born of a single queen, once mated, the queen and her workers favor quite different sex ratios among the reproductives (TRIVERS & HARE 1976).

Vertebrates

Many kinds of birds and mammals also live, or at least forage, in groups. Again, they do so either because group living provides better protection against predators, or because groups defend resources more successfully against competitors, or because foraging as a group is more efficient. Most of these groups exchange migrants far too often for selection among groups to override within-group selection. Some social groups are not even breeding units, so there is *no* selection among groups to favor cooperation.

A striking example of social groups which are not breeding units is "mixed species bird flocks," in which several species of birds forage together. Mixed species bird flocks are a characteristic feature of the wet tropics (MOYNIHAN 1962). In many such flocks, a species is seldom represented by more than one mated pair, perhaps with attendant young (MOYNIHAN 1979, p. 92 ; GRADWOHL & GREENBERG 1980 ; MUNN 1985). A flock's membership may vary throughout the day, yet, day after day, the same birds, of the same species, join the flock (MOYNIHAN 1962, p. 8 ; GRADWOHL & GREENBERG 1980 ; MUNN 1985). In some kinds of flocks, individuals of a few core species are nearly always present : these birds jointly traverse a fixed circuit or territory over the course of the day. Other birds with smaller territories join the flock when it crosses their territories, while some birds with territories large enough to include several flocks move from one flock to another (GRADWOHL & GREENBERG 1980). When neighboring flocks meet, some members may defend their flock's territory by singing at, or displaying against, conspecifics in the other flock (GRADWOHL & GREENBERG 1980, MUNN 1985). Indeed, a flock's circuit is often the jointly defended territory of single pairs of each of two or more core species of that flock.

Why do these birds flock together ? Insectivorous birds can eat insects which their neighbors have flushed (MOYNIHAN 1979, p. 92), and often can no longer reach, just as ant-following antbirds eat insects flushed by an advancing swarm of army ants (WILLIS 1967). Nonetheless, in a mixed flock, each species searches for somewhat different food, or searches for its food in somewhat different

Source : MNHN

places or somewhat different ways (JONES 1977), as if to reduce competition. Although frugivorous birds can sometimes find food by watching each other (MOYNIHAN 1979, p. 92), the main benefit they derive from the group is probably protection from predators. There are many more eyes to watch for predators, so a bird can spend more time feeding and still expect to receive earlier warning of a predator than when feeding alone (MOYNIHAN 1979, p. 92). Birds in a flock can often drive smaller predators away by "mobbing" them. Just as it is harder for a predator to "home in" on a fish when it is in a school, it may be harder for a predator to home in on a bird which is part of a flock (MOYNIHAN 1962, pp. 119-120). Indeed, a bird may sacrifice very little for the benefits it obtains by joining a flock. Even alarm signals may benefit the signaller. Not only may the signal prompt the group to engage in co-ordinated mobbing or confusing escape, but the signal may also inform the predator that, since it has been noticed, its chances of success with *this* group are at an end (SMYTHE 1977). The community of interest among a bird flock's members has had an impact: the social organization of these flocks is sometimes rather complex (MOYNIHAN 1962), and there has been some coevolution among the species of a flock to facilitate flocking behavior (MOYNIHAN 1968). Yet it is hard to imagine how some group members could "force" others to cooperate. Are mixed bird flocks examples of mutualism without enforcement?

Coati females form much more tightly knit social groups. Female coatis and their young can only prevent the larger males chasing them away from fruiting trees by banding together (GOMPPER 1994). Daughters usually stay with their natal group all their lives, while males leave the group when mature, and live alone (KAUFMANN 1962, RUSSELL 1982). There are many other advantages to living in a band. Females defend, and often nurse, each other's young (RUSSELL 1982, GOMPPER 1994), and there are more eyes to watch for predators, which allows each individual to spend more time foraging (RUSSELL 1982). They groom each other for ectoparasites (KAUFMANN 1962). Coatis also help each other find fruit: mutual care of the young allows adult females to wander off in search of fruiting trees. Older females apparently remember the location of, and lead their bands to, distant fruiting trees at appropriate times (RUSSELL 1982).

In coatis, males leave their natal bands before they become sexually mature, while females normally stay in their natal bands all their lives (KAUFMANN 1962). In most coati bands, therefore, adult females are closely related (KAUFMANN 1962, GOMPPER 1994). Kin selection obviously enhances cooperation among band members. Nonetheless, if a band dwindles sufficiently, it will try to join another (KAUFMANN 1962). Even though the newcomers are treated as "second-class citizens" who are groomed less and suffer more aggression, joining another band is important. Coatis in larger bands are less likely to be displaced from fruiting trees by lone male coatis, potentially predatory tayras, or other animals, and there are more animals to share the watch for predators (GOMPPER 1994). Other kinds of animals also stay in groups out of an evident fear of being alone. In groups with leaders, other members follow when the leader moves on, whether or not they have finished resting or eating, as if the danger of being alone outweighs any advantage of staying. Even rams, which compete fiercely during the mating season, associate in groups at other times of year.

Social organization is yet tighter in many monkey groups. Monkeys also join in groups to help each other fend off competitors, share the watch for predators, and help each other protect the young. In this process, they also share the task of teaching the young how to find food and fit into their society (ROWELL 1975, JOLLY 1985). Here too, the presence of a female past reproductive age who remembers where to find food or water in a time of unusual scarcity can be a matter of life or death for the whole troop, which amply repays patience with the various disabilities associated with her age (ROWELL 1975).

In some monkey species, group members appear to join in encouraging or forcing a recalcitrant fellow member to behave more in accord with the good of their group (ROWELL 1975). The extent, appropriateness and effectiveness of such enforcement of a monkey group's common interest warrants closer study.

In many species, a monkey group includes several adult females, their offspring, and a single adult male. In some of these species, the resident male lacks the power to keep other males from mating with "his" females, nor can he force his females to cooperate for the good of his group (CHISM & ROWELL 1986, ROWELL 1987). Is the common interest among the monkeys of such a group strong enough to favor cooperation even when there are no mechanisms to enforce it?

Are there other groups whose individuals share a strong enough common interest for individuals to cooperate without threat of enforcement? What could be the basis of this common interest? In those many species of vertebrates where individuals aggregate to get help from others in avoiding predators, an individual's chance of being eaten may depend on how well it co-ordinates its activities with those of the rest of the group. Predators may return to groups where they have previously succeeded in making a kill, much as burglars return to houses which they have already successfully entered. If, as seems quite probable, predators focus on groups which previous experience has shown to be more easily attacked, perhaps because their defenses were less well coordinated, an individual's advantage could coincide quite closely in certain respects with the good of its group, irrespective of any "group selection".

Source : MNHN

SMITH (1986, p. 73) aptly summarized the situation with respect to vertebrate social groups :

> ... social behavior of any appreciable complexity and persistence makes the participating individuals interdependent. To get the various advantages that accrue to to being social each participant must in some ways and to some extent accommodate the others. For instance, in many species an animal cannot survive or breed without belonging continuously to a group. Even a dominant member of such a group must actively tolerate and even encourage the presence of the others, for without them it is alone. Subordinate individuals accommodate to a much greater extent than do dominants, but *all* accommodate. This accommodation is a widespread sort of cooperation : individuals acting for mutual benefit because each needs a continuing relationship with the others. Accommodation between individuals is essential for the formation and subsequent maintenance of organized groups.

THE VARIOUS DEGREES OF MUTUALISM AND THEIR CAUSES

Mutualisms can be classified in many ways. In some, coevolution is so strict that the lines of descent of the two partners are inextricably linked, as is true for organelles and their host cells and (in a different sense) for an army ant colony's workers and their queen. In others, such as the various members of a mixed-species bird flock, coevolution is very "loose": such flocks are not "units of selection" in the sense of Lewontin (1970). Some mutualisms are "unequal" ... one member of the mutualism is decidedly subordinated to the other, as organelles are to their host cells, or an army ant colony's workers to their queen ; others, such as those among the genes of a genome or the birds of a mixed flock, are relatively "egalitarian." If one partner of a mutualism is an endosymbiont or "inhabitant" (Law and Lewis 1983) of the other, the endosymbiont may be more susceptible to retaliation for failures to cooperate. Some mutualisms, like those among genes of genomes or between organelles and their host cells, are tight, even obligate, with an extraordinary degree of interdependence and co-ordination among the partners ; others are looser and more facultative, such as that linking the birds of a mixed flock, or a tree species and any one of the many animals which might disperse its seeds. Why this great diversity of expression among mutualisms ? To answer, we will consider the variety of ways by which a common interest among partners of a mutualism may be enforced.

STRICT VERSUS LOOSE COEVOLUTION AND SELECTION AMONG GROUPS

Remarkable harmony and interdependence can evolve among the partners of a mutualism by means other than strict coevolution. Yet coevolution between the partners of a mutualism which is so strict that one partner, or its genes, are passed on only to to the young of its current "host", enforces harmony, and often leads to utter interdependence among the partners. Such coevolution redefines the units of evolution, replacing selection among members within groups by selection among these groups (MAYNARD SMITH 1988).

What conditions allow the development of strict coevolution, where propagation of one mutualist's genes depends on the successful reproduction of the other, as in symbionts which can only be transmitted "vertically"? How effective is strict coevolution in shaping a mutualism ? What are the costs and benefits of strict coevolution to the dominant partner ?

Strict coevolution normally arises when either

1. parasites make territories of their hosts, thereby setting the stage for their parasites' subjection to an overwhelmingly effective selection among populations inhabiting different host individuals, as happened to the ancestors of intracellular organelles, or
2. one partner in a mutualism manipulates the others in a manner that subjects them to an effective selection among groups in the dominant partner's interest, as happened in the evolution of multicellular organisms and advanced social insects.

How effective is strict coevolution in shaping mutualisms ? Strict coevolution is a reliable means of transforming parasites into mutualists. This is shown, for example, by the nematodes parasitizing the wasps which pollinate a given species of fig tree. The nematodes infect newly hatched female wasps in their natal fig fruit, and are carried by the outgoing female wasps to the fruits they pollinate. After the wasp lays its eggs in the "fruit" (actually, a head of flowers turned outside in, so the flowers are enclosed in a "fruit wall': CORNER 1940) it pollinates, its nematodes consume it and reproduce, and the young infect the next generation of newly hatched females, repeating the process. In those species of fig tree where each fruit is pollinated by a single female wasp ("single-foundress figs"), a nematode can only reproduce by infecting the offspring of its host. Here, the coevolution of wasp and nematode is as strict as can be, and the nematode

Source : MNHN

does not diminish the reproductive success of its host. In those species of fig tree, many of whose fruits are pollinated by two or more wasps apiece, a nematode's fate is less closely linked to the health of its host. Indeed, the higher the average number of pollinating wasps per fig fruit, the more the nematodes reduce the reproductive success of the wasps they infect (HERRE 1993). As the conflict of interest between the wasps and the nematodes they carry appears pretty fundamental, only strict coevolution can "tame" the nematodes. The number of pollinating wasps per fig fruit, however, is governed primarily by factors other than parasitic nematodes (PATIÑO *et al.* 1994), and there seems to be no tendency for nematode "virulence" to decline over evolutionary time.

How does strict coevolution affect a mutualism ? Leafcutter ants and their allies of the tribe Attini cut leaves, or gather vegetable matter or insect frass or corpses, on which they plant a symbiotic fungus which digests otherwise indigestible parts of their food (HÖLLDOBLER & WILSON 1990). Different groups of leafcutter ants vary greatly in how strictly they coevolve with their fungi (CHAPELA *et al.* 1994, HINKLE *et al.* 1994). Advanced leafcutter ants take their leaves into a vast underground nest where they maintain a fungus farm on leaf fragments. In these species, a queen ant flies off with a mouthful of fungus from the parental nest to establish a new colony (HINKLE *et al.* 1994). Her workers nibble the parts of the fungus that would otherwise develop into reproductive structures, pluck out alien fungal growths, and spread antibiotic secretions about the nest which prevent fungal spores from germinating (HÖLLDOBLER & WILSON 1990, p. 599). The ants thereby prevent exchange of fungi between leafcutter ant colonies, and render the fungus's reproduction entirely dependent on that of its host colony. Advanced leafcutter ants have thereby subordinated the evolution of their fungus to serve the good of leafcutter ant colonies (LEIGH 1991). Indeed, this subordination has rendered the fungus nearly (but not quite absolutely) asexual (HÖLLDOBLER & WILSON 1990, CHAPELA *et al.* 1994, HINKLE *et al.* 1994). Subordinating fungus- to ant-evolution causes the ants and their fungus to "co-speciate", or speciate in parallel, so that their phylogenies coincide. This subordination may have been crucial to the efflorescence of abundant species of advanced leaf-cutter ants with extraordinarily complex societies : not just any fungus will digest freshly cut leaf fragments of so many kinds of plants (HINKLE *et al.* 1994), whereas the range of fungi which will grow on insect frass or dead vegetation may be much wider. Primitive attine queens, however, have not been seen to bring their fungus from the parental nest. Perhaps because these ant queens lack this habit, phylogenies of primitive leafcutter ants and their symbiotic fungi are quite discordant : close relationship among primitive attines does not necessarily imply close relationship among their fungi, and vice versa (CHAPELA *et al.* 1994). Do primitive attines derive some advantage from not domesticating their fungus so thoroughly ?

An answer is suggested by reefbuilding corals and their zooxanthellae : the freedom to choose one's symbionts is sometimes valuable. Thanks to their symbiotic zooxanthellae, corals are the marine equivalent of carnivorous plants. Their zooxanthellae enable corals to obtain energy from sunlight, while corals obtain nutrients and vitamins for themselves, but apparently not for their zooxanthellae, by trapping small marine animals (TRENCH 1987, p. 557 ; MUSCATINE *et al.* 1989). On the whole, the phylogenies of coelenterates and their zooxanthellae do not match : closely related hosts may harbor very divergent zooxanthellae and vice versa (ROWAN & POWERS 1991). Although some coral species pass zooxanthellae from mother to young through the egg, other corals must "call" their symbionts from the surrounding water (TRENCH 1987), as a flowering plant calls its pollinators from the surrounding forest. Two coral species, *Montastrea annularis* and *Montastrea faveolata*, which acquire their symbionts from the surrounding water, each shelter three genetically divergent strains of zooxanthellae, and an individual colony of these species sometimes possesses two strains (ROWAN & KNOWLTON 1995). These *Montastrea* cannot subordinate the evolution of zooxanthellae to that of their hosts. On the other hand, different strains of zooxanthellae may function best at different depths. Moreover, it may sometimes pay a coral to expel its zooxanthellae, in the hope that it may be reoccupied by a strain more suitable to current conditions (ROWAN & KNOWLTON 1995). Sometimes, strict coevolution with symbionts can unduly restrict the host's options.

MUTUALISMS WITHOUT BONDAGE

As we have seen, strict coevolution is not the only, or even the most usual, means by which mutualisms evolve. Sometimes, as in certain corals, strict coevolution is disadvantageous to both partners of a mutualism. Sometimes, as in leafcutter ants, mutualism precedes the advent of strict coevolution. How do mutualisms evolve in the absence of strict coevolution ?

When Individual and Group Advantage Both Matter

The good of the group is sometimes a relevant factor, but not the only one, in evolutionary change. This is the case for selection on the sex ratio among the offspring of wasps which pollinate fig trees (FRANK 1985, 1986 ; HERRE 1985, 1987).

As we mentioned a few paragraphs ago, each species of fig tree has its own species of pollinating wasp (CORNER 1940). Consider a fig species where a fixed number N of fertilized, pollen-bearing foundress wasps

Source : MNHN

enter the syconium, pollinate its flowers, and lay eggs in some of them: their young mate among themselves and the fertilized females fly off in search of new figs to pollinate (CORNER 1940, JANZEN 1979). The N mated females pollinating a fruit may be considered a "mating trait-group": their fruit serves as a "retort" in which they elaborate a new set of mated females. Schematically, we assume that these newly mated females join a common pool from which the next generation's mating trait-groups are drawn at random.

Here, two levels of selection affect the sex ratio (the ratio of males to females) among the offspring of a fruit's N foundresses (COLWELL 1981). Selection within each fruit to increase the proportion of an individual's genes carried off by the fertilized females favors producing as many male as female young (FISHER 1930). Selection among different fruits to increase the number of fertilized females each fruit contributes to the pool from which the next generation's mating trait-groups are formed, favors producing as many females as possible, and only enough males to fertilize these females.

The effectiveness of selection is the product of its intensity, and the genetic variance of the characteristic under selection (FISHER 1930). Let the heritable (additive) genetic variance be V. Since each fruit is pollinated by N wasps, the average genetic variance within mating trait-groups is $(N - 1)V/N$, and variance among trait-groups is V/N. Theory predicts, and observation confirms (Appendix, section 5, HERRE 1985), that the smaller N, the more powerful selection among, relative to that within, trait-groups. Thus the smaller N, the more female-biassed are offspring sex ratios. In the limiting case where $N = 1$ (each fruit is pollinated by a single wasp), there is no opportunity for selection within trait-groups, and only enough males are born to fertilize the females (HERRE 1985).

Another example where group advantage exerts some influence is provided by "matrifocal" societies such as bands of female coatis (GOMPPER 1994) or troops of ringtail lemurs (JOLLY 1985). Daughters of a coati band remain in it all their lives, while males emigrate before reproducing. Let each female conceive each young by a different male, selected from an infinite pool. Let the band have a fixed number N_f of adult females. Let $G(t)$ be the average coefficient of consanguinity (CROW & KIMURA 1970, p. 68) between different females in the band, the probability that two homologous genes sampled at random from different females in the band are recently descended from the same gene. Then we may calculate $G(t + dt)$ as the probability that both females alive at time t are still alive at time $t + dt$, $(1 - mdt)^2 \approx 1 - 2mdt$, times $G(t)$, plus the probability that one of them dies during this interval, $2mdt$, times the expected consanguinity between the survivor and the dead female's replacement. This last we figure by saying that the probability is $1/N_f$ that the replacement's mother is the survivor, in which case $G = 1/4$, while the probability is $(N_f - 1)/N_f$ that the replacement's daughter is not the survivor, in which case the expected consanguinity is $G(t)/2$. The factor 1/2 enters because the replacement is the daughter of a band member and an unrelated male. At equilibrium,

$$G(t+dt) = G(t) = G(t)(1-2mdt) + 2mdt\left[\frac{1}{4N_f} + \left(\frac{N_f - 1}{N_f}\right)\frac{G(t)}{2}\right] \quad (1)$$

Here, G's equilibrium value is $1/[2(N_f + 1)]$. Since an outbred individual's consanguinity with herself is 1/2, a coati should make a sacrifice for a fellow band member if the resulting prospective loss in its reproduction is less than $2G$ times its beneficiary's gain. Bands average about 4 adult females apiece (RUSSELL 1982), so band members tend to be rather closely related (KAUFMANN 1962). If coatis often face alternative solutions to a problem which differ far more in their effects upon neighbors than in benefit to themselves, the substantial relationship between between adult females in a band must enhance its cohesion considerably.

2. Reciprocal Altruism: Mutually Enforced Common Interest

The problems involved in the evolution of many mutualisms are caricatured by the "iterated Prisoner's Dilemma" (AXELROD 1984). The "Prisoner's Dilemma" is a 2-person game where each player can Cooperate or Defect. If both cooperate, each earns 3 points. If one cooperates and the other defects, the defector earns 5 points and the cooperator, 0. If both defect, each earns 1 point. Defection gives the greater profit, whatever the opponent's play. On the other hand, if the same pair of individuals play each other repeatedly, the average profit for each is higher if they both cooperate than if they both defect. Thus the players share a common interest in cooperating which, however, can be vitiated if one player succumbs to the temptation of the higher short-term profit obtainable by defecting on a cooperating partner.

How can players manage to enforce their common interest in cooperation ? Invariable cooperators are vulnerable to defectors: the only way to cope with invariable defectors is to defect. To examine this problem, let us imagine a tournament, where the same pair of players play each other repeatedly, but where, after each game, a player has a small probability δ of switching partners. Let each player play by a strategy or rule, and choose a strategy anew after every m plays. The probability w_i that a player chooses strategy i is the proportion w_i of the total earnings of the tournament's last m plays accruing to players using strategy i. If the tournament begins with a preponderance of invariable defectors, cooperation can only take root if players tend to

Source : MNHN

have partners which use the same strategy (AXELROD & HAMILTON 1981). If players do "cluster" in this fashion, then "Tit for Tat" ... in game 1 cooperate, in game $n + 1$, play the opponent's play of game n, is a good way for cooperation to spread through a world of defectors (AXELROD 1984, NOWAK & SIGMUND 1992). Once "Tit for Tat" prevails, "Win-stay, Lose-shift" ... if, in game n, a play earns ≥ 3 points, use it in game $n + 1$, otherwise shift ... becomes advantageous, especially in an error-prone world where the opponent's play is sometimes misread. "Win-stay, Lose-shift" cannot be displaced by invariable cooperators, whose spread would pave the way for invariable defectors. "Win-stay, Lose-shift" is also derailed less seriously than "Tit for Tat" when a cooperation is mistakenly read as a defection (NOWAK &D SIGMUND 1993). "Tit for Tat" and "Win-stay, Lose-shift" are theoretical embodiments of a sometimes cynical reciprocal altruism. The prospect of repeated interaction, with the opportunity this repetition offers for retaliation, is essential for enforcing the common interest in cooperation.

Hamlets, *Hypoplectrus nigricans*, simultaneously hermaphroditic coral reef fish, use "Tit for Tat" to enforce cooperation in reducing the "cost of sex" (FISCHER 1980, 1981, 1988). The "cost of sex" arises because a sperm is far smaller than the egg it fertilizes, yet a successful sperm contributes as many genes to future generations as a successful egg (MAYNARD SMITH 1978). Thus a hermaphrodite should devote as much effort to male as female functions (MAYNARD SMITH 1978, pp. 39-40). Males which provide no parental care devote their effort to competing for fertilizations. They may fight rival males, display to attract females, or produce excess sperm. Hamlets avoid competition for fertilizations by pairing off and trading eggs for each other to fertilize (FISCHER 1980). Thus, when functioning as a male, a fish need expend only the effort, and the sperm, required to fertilize its partner's eggs. Egg-trading hamlets have testes which are small relative to their ovaries (FISCHER 1981), relatively far smaller than related, less cooperative seabasses such as *Serranus tortugarum* (Fischer 1987). Hamlets have thus greatly reduced the cost of sex. How do they discourage cheaters which fertilize eggs without offering eggs in return for its partner to fertilize ? Hamlet pairs spawn in a series of bouts, alternating sex rôles after each bout (FISCHER 1980). In the first bout, one partner acts as female, offering eggs which the other fertilizes. In the second bout, they exchange sex rôles, the quondam male now offering eggs in return for those its partner supplied in the preceding bout, and so forth. More eggs tend to be offered in later bouts, as if confidence were building up. If, however, one partner tries to cheat by playing the cheaper male rôle twice or thrice in a row, cooperation is at an end, and the cheater must find, and take the time to inspire confidence in, another mate. Why this mode of avoiding the cost of sex is so rare, is something of a mystery (FISCHER 1988).

Cooperation can also be enforced by retaliation against cheaters on an evolutionary time scale. Thus the honesty of meiosis is maintained, as we have seen, by selection for mutants which suppress the effects on meiotic segregation-ratios of segregation distorters. Evolutionary retaliation appears to have maintained the honesty of meiosis by successively eliminating the various means by which alleles might bias meiosis in their own favor (CROW 1979). Given the slowness of evolutionary retaliation, the ability to eliminate the means by which cheating can occur may be the feature which makes it effective.

3. Mutualisms whose Partners do not Enforce Reciprocity

Some mutualisms need not be enforced by punishing cheating partners. It pays cliff swallows, *Hirundo pyrrhonota*, to reveal the presence of an insect swarm to conspecifics because the swarm is less likely to "shake loose" from the swallows, the more swallows are present. Similarly, evening bats, *Nycticeius humeralis*, which nest in colonies of a few hundred, nurse the young of other mothers, perhaps because this will eventually increase the number of bats looking for insect swarms (CONNOR 1995).

A particularly elaborate example of "unenforced mutualism" is provided by male long-tailed manakins, *Chiroxiphia linearis*, at Monteverde, Costa Rica. Male manakins aggregate in teams of ten or more to attract females. One member of each team, its alpha male, garners all his team's matings, but he depends on his team's beta male for close cooperation in the energetic dancing and duet calling required to attract females (MCDONALD & POTTS 1994). The team's beta male is not normally related to its alpha, nor is the beta provided any immediate incentive for cooperating. Why does the beta tolerate a laborious servitude, which can last five years or more ?

The answer is that *i.* females only mate with alpha males which are the heads of teams, and *ii.* when the alpha male dies, his beta inherits both the alpha's position and his female "clientèle" (MCDONALD & POTTS 1994). A female visits several teams, but during a given reproductive season, she usually mates with only one team's alpha male. If her team's alpha male dies and his beta replaces him, she remains faithful to that team unless the vigor or quality of her team's display decays markedly (MCDONALD & POTTS 1994). Females prefer the teams with the most vigorous and best coordinated dancing and singing, that is to say, teams whose members cooperate most effectively. Female choice thus enforces behavior as orderly as that ascribed to the celebrated queues at British bus stops, where newcomers invariably go to the end of the line and do not try to push or sneak ahead of their predecessors.

Just as choosy females enforce cooperation among lekking manakins, predators or competing groups enforce

Source : MNHN

cooperation in many other social groups. In all these cases, failure to cooperate effectively hurts the individual as well as his group. Failure to blend in with other members of a school of indistinguishable fish may help a predator home in upon, and eat, the deviant. An ill-coordinated group may attract repeated visits from the same predator, which may leave the group too small to defend resources against competing groups.

Spatial patterns of interaction and competition can markedly influence the level of cooperation (Appendix, §§ 4-5). If two contestants play Prisoner's Dilemma repeatedly, invariable cooperators always lose to invariable defectors, and cooperation can only be enforced by strategies which punish defectors. On the other hand, there are spatial variants of Prisoner's Dilemma where inveterate cooperators coexist indefinitely with inveterate defectors even though there are no means of *enforcing* a common interest (NOWAK & MAY 1992). Imagine a tournament with players arranged in a square n x n array. In each round, every contestant plays Prisoner's Dilemma with himself and each of his eight neighbors. When two cooperators play, each wins three points ; when a cooperator plays a defector, the defector wins $3b$ points ($b > 1$) and the cooperator 0 ; and when two defectors play, each wins 0. After the round is finished, an individual is replaced by the one of his nine neighbors (including himself) who won the most in his nine games of that round. For $b \leq 1.8$, the tournament stabilizes with over half its players as cooperators (NOWAK & MAY 1992, 1993). Allowing defectors to win ε points apiece, $\varepsilon << 3$, when they play each other, which ensures that defection is superior to cooperation in any individual play, has little effect on the tournament's outcome (NOWAK *et al.* 1994a, b). The more scope for error in assessing who wins, however, the higher the proportion of defectors when the tournament stabilizes (NOWAK *et al.* 1994a, b). Making each individual play the game with a much larger array of neighbors also favors defectors (NOWAK *et al.* 1994a, b).

4. Mutualisms from Mixed Motives

Mutualism can arise from any combination of kin selection, natural community of interest, and enforcement.

Kin selection and enforcement.– The success of a bee-eater's nest is increased markedly by the presence of helpers (EMLEN & WREGE 1992). Bee-eaters often interrupt nesting attempts of their sons, to force them to help at the parental nest. The sons thus harassed often accept the rôle thus forced upon them. Sons are as closely related to their full siblings as to their offspring, so, if their help sufficiently enhances the productivity of the parental nest, they lose nothing by staying to help. On the other hand, parents are more closely related to their children than their grandchildren, so it pays the parents to retain their offspring as helpers at the nest (EMLEN & WREGE 1992).

b. Community of Interest and Enforcement

i. One-sided Enforcement.– In some mutualisms, one partner may cooperate because its own future depends on doing so, while it retains the power to enforce cooperation from the other partner.

The mutualism between yuccas, *Yucca* spp. and their pollinating moths, *Tegeticula* spp. (Prodoxidae) illustrate this circumstance and provide clues to its origin. *Tegeticula* moths lay eggs in yucca flowers, and must pollinate these flowers if their larvae are to have seeds to eat. Indeed, *Tegeticula* have evolved special structures with which they actively pollinate yucca flowers (PELLMYR & THOMPSON 1992). In theory, a yucca moth could increase its reproductive output by converting *all* its host's seeds into young yucca moths, to the detriment of its host's reproduction (and the eventual hurt of yucca moths themselves). Yuccas, however, restrict the proportion of seeds their moths eat by aborting flowers which contain too many moth eggs (PELLMYR & HUTH 1994).

A related moth, *Greya politella* (Prodoxidae) incidentally pollinates flowers of the saxifrage *Lithophragma parvifolium* in the course of laying eggs in flower heads of this species, on which this moth is a specialized seed predator. This saxifrage has other pollinators, so pollinating its flowers is not crucial to the survival of the egglayer's larvae (PELLMYR & THOMPSON 1992). If, however, this saxifrage were to exclude other pollinators, this moth would have to pollinate its flowers to make food for its larvae. As *Greya politella* (like most seed predators : JANZEN 1980) preys on the seeds of only one species of plant, excluding other pollinators would favor this seed predator's transformation into a faithful, species-specific pollinator. At this point, the host plant can ensure mutualism by evolving the ability to restrict the proportion of seeds eaten by its moth.

Fig trees exclude most or all potential pollinators other than its own species of pollinating wasp by the peculiarities of the "ostiole" which gives access to its syconium (CORNER 1988, p. 525 ; JANZEN 1979). When a syconium is ready for pollination, it calls forth the appropriate species of pollinator wasp by what appears to be a very species-specific odor (WEST & HERRE 1994). This wasp is uniquely equipped to penetrate the ostioles of "its" fig, which excludes other insects. Thus these fig trees depend on its pollinating wasps for its own reproduction. A pollinating wasp *could* produce more offspring than its fellows if it could lay an egg on every fig seed. After all, fig wasps are descended, instincts and all, from seed predators (WIEBES 1979). Fig trees, however, protect about half their seeds from wasp-laid eggs by means as yet unknown (WEST &

Source : MNHN

HERRE 1994). Are there other mutualisms which are "characterized by the dominance of the partner that provides resources and has a direct self-interest in the reproduction of both partners (WEST & HERRE 1994) ?

ii. Social Contracts.– Paper wasps, *Polistes fuscatus*, benefit by joining together in pairs to found a nest (REEVES & NONACS 1992). Before the first crop of workers appears, the presence of a second wasp reduces the chance that the nest is usurped, and the risk to either wasp's offspring from the death of their mother. Even though one queen establishes dominance over the other, it pays the dominant to allow the subordinate some eggs destined to become reproductives : this reduces the chance that the subordinate will fight "all out" to control the nest. If the dominant eats too many of those of the subordinate's eggs destined to become reproductives (rather than workers), or if an experimenter removes too many of these eggs, the subordinate becomes more aggressive, increasing the risk of a fight which might damage the dominant and which would certainly deprive her of her helper (REEVES & NONACS 1992).

THE IMPACT OF MUTUALISM ON ECOLOGICAL COMMUNITIES

The effects of mutualisms on ecological communities are many and profound. All "primitive" lines of vascular plants take nutrients up from the soil more effectively if their roots are infected by vesicular-arbuscular mycorrhizae (ALLEN 1993). The lineage of vesicular-arbuscular mycorrhizae dates back to when plants invaded the land (REMY *et al.* 1994): indeed, infection by ancestral mycorrhizae may have facilitated this invasion (SIMON *et al.* 1993).

Similarly, reef-building corals all possess symbiotic photosynthetic dinoflagellates (TRENCH 1987). "Carnivorous" plants such as pitcherplants (*Nepenthes, Sarracenia, Cephalotes*) and sundews (*Drosera*) derive their energy from photosynthesis, but obtain their nutrients by trapping insects (GIVNISH 1988). By incorporating zooxanthellae and becoming the marine equivalent of pitcherplants, reef-building corals have achieved remarkable dominance in nutrient-poor waters (TRENCH 1987).

MUTUALISMS AND THE DIVERSITY OF TROPICAL FOREST

Mutualisms have played an equally important rôle in the evolution and diversification of terrestrial plants (CORNER 1964, pp. 184-185). In the early Cretaceous, pollen-eating insects were already pollinating plants (CREPET *et al.* 1991). In the middle or late Cretaceous, some angiosperms began using nectar to attract animals, primarily insects, to serve as relatively species-specific pollinators (CREPET *et al.* 1991, 1992, NIXON & CREPET 1993). Instead of scattering pollen at random and wasting vast quantities of it, these angiosperms used insects to *convey* pollen to a conspecific flower. This event triggered an explosive diversification among flowering plants (CREPET 1984, WING *et al.* 1993). In the early Cenozoic, flowering plants "domesticated" animals to serve them as seed dispersers (TIFFNEY 1984). Rewarding animals for dispersing seeds sparked adaptive radiations in many groups of birds and mammals (SUSSMAN 1991). Using mammals, which can carry large seeds, suitable for shade-tolerant species, far from their parent (REGAL 1977, SUSSMAN 1991), allowed flowering plants to dominate mature forest (TIFFNEY 1984); they had not yet done so before the Cretaceous ended, despite their diversity (WING *et al.* 1993). Using animals as pollinators and seed dispersers allowed species of mature forest tree to persist when rare.

At the end of the Jurassic and the beginning of the Cretaceous, land vegetation must have been remarkably loaded with anti-herbivore toxins. Reptilian herbivores can eat food whose tannin content is high enough to deter mammals, and the vertebrate herbivore fauna of the time was dominated by giant dinosaurs, "walking compost heaps" (COE *et al.* 1987).

Yet pathogens and insect pests seem to be the primary influence on a vegetation's load of toxins, and species which can persist when rare need invest less in defences against these plagues. Rare species can use relatively inexpensive compounds such as alkaloids, low concentrations of which suffice to deter generalist pests, as anti-herbivore defenses (COLEY *et al.* 1985). Specialized pests can penetrate such defenses, but these pests are presumably genus- or species-specific because the machinery needed to penetrate one such defense apparently precludes the ability to penetrate others. Such specialists disperse much less successfully from one plant to another when their host species is rare (GILLETT 1962). Individuals of rare species, being less burdened with the costs of defense, can devote more resources to growth and reproduction. Thus rare species can invade stands of common species whose growth is slowed by heavy investment in defense against pests. Reduced costs of defense, made possible by employing animals as pollinators and seed dispersers, apparently allowed rare angiosperms to keep invading low-diversity stands of gymnosperms, until these stands were replaced by diverse angiosperm forest (CORNER 1964, REGAL 1977), whose trees grew quickly and rotted quickly once dead. In sum : angiosperms have prevailed because "the flowering plant has developed the strategy that employs animals in its prime needs of pollination and seed dispersal, and in the processing of vegetable excess into manure." (CORNER 1964, p. 185).

Source : MNHN

Herbivore pressure favors other mutualisms, some of which further enhance tree diversity. Many plants secrete nectar (SCHUPP & FEENER 1991), and some construct more elaborate structures (JANZEN 1966, MCKEY 1984, SCHUPP 1986) to attract ants which keep herbivores away. Seeds of some species must be buried by agoutis or other rodents, because insects, pathogens, and/or vertebrate herbivores destroy unburied seeds (SMYTHE 1989, FORGET & MILLERON 1991, FORGET 1993, 1994, LEIGH *et al.* 1993). Some anti-herbivore mutualisms directly enhance tree diversity. In Neotropical forest fruiting, especially of large-seeded tree species, is episodic and often infrequent, so agoutis can live only where there are enough different kinds of trees to ensure the availability of food all through the year. However well-defended its leaves, a tree species which needs agoutis to bury its seeds cannot form monospecific stands, because agoutis cannot live in them (FORGET 1994, p. 417). More generally, a tree's reproductive success fluctuates from year to year in response to the varying abundance and effectiveness of its pollinators and seed-dispersers (as well as its seed-eaters and seedling browsers). Since different tree species attract different arrays of pollinators, dispersers and pests, the variety of mutualisms in tropical forest helps to ensure that different tree species occupy disproportionately many of the new treefall gaps in different years. This "temporal sorting in recruitment" allows more tree species to coexist (CHESSON & WARNER 1981, LEIGH 1982).

Neighborhood Selection and the Luxuriance of Tropical Forest

Resorting to rarity to escape insect pests creates a selection for mutualism among forest trees. Rarity is part of the antiherbivore defense of those tree species whose pests eliminate seedlings and saplings near their parents (JANZEN 1970). Such species must disperse seeds beyond the reach of their parent's pests. Such long-distance seed dispersal creates a selection among neighborhoods (*cf.* Appendix, §5). A tree competes with a few near neighbors for the light, water and nutrients needed to grow and reproduce, but its seeds disperse far beyond the neighborhood of their parent's competitors, thereby superposing a reproductive competition among neighborhoods upon the competition within neighborhoods for the resources needed for growth and reproduction (LEIGH 1994). Each neighborhood has several species of trees, so selection among neighborhoods influences interactions among species.

Neighborhood selection favors adaptations which improve the soil or otherwise assist neighbors as well as the agent. Such adaptations help the agent produce more young without intensifying the competition these young face, for the agent's young are competing primarily with young whose parents are far beyond the reach of the agent's benefits. Similarly, neighborhood selection discriminates against "spiteful" agents who sacrifice some of their own reproduction to annihilate competitors of other species. Neighborhood selection only works, however, when seeds disperse further than the spite propagates. In the "pine barrens" of New Jersey (GIVNISH 1981), fire-resistant pines produce inflammable trash which fuels fires that kill competing oaks and ruin the soil. Selection favors this form of spite (BOND & MIDGLEY 1995) because fires spread much further than an individual tree's seeds.

How might neighborhood selection affect a forest? Often, a plant's solution to a problem affects its neighbors as well as itself (LEIGH 1994). Some plants depend for their nutrient uptake on vesicular-arbuscular mycorrhizae, which seedlings of most other species can acquire by root contact; others employ ectomycorrhizae, many of which only conspecific seedlings can share (JANOS 1980). The leaves of some plants decay readily when they fall, improving the soil; the leaves of other plants are full of long-lived poisons which block their decomposition when they fall, and decrease soil quality (HOBBIE 1992). Some plants favor earthworms and otherwise improve the physical qualities of their soil in ways which benefit neighbors (JOFFRE & RAMBAL 1988). Some plants lift water from the subsoil, which becomes available to neighbors (DAWSON 1993). A plant may deploy roots and leaves in a manner which enhances its whole neighborhood's productivity, or in a way which enhances its own competitive ability at the expense of its neighbors (HORN 1971, KING 1993). Some plants form root grafts with neighbors which enables all the plants so grafted to resist windthrow by hurricanes (BASNET *et al.* 1993). Long-distance seed dispersal presumably allows neighborhood selection to tip the balance in favor of solutions more favorable to neighbors.

How can we assess the impact of neighborhood selection? One approach is to compare a mixed rainforest whose trees have well-dispersed seeds with an adjacent "single-dominant" rainforest dominated by a species of tree whose seeds rarely disperse beyond their parents' crowns (CONNELL & LOWMAN 1989). Following HART *et al.* (1989), LEIGH (1991, 1994) compared forest whose canopy consists entirely of the caesalpinoid legume *Gilbertiodendron dewevrei* whose large, heavy seeds simply fall to the ground under their parent (HART 1990) and adjoining diverse rain forest whose trees have well-dispersed seeds. As theory suggests, *Gilbertiodendron dewevrei* employs ectomycorrhizae, presumably species-specific, while vesicular-arbuscular mycorrhizae prevail in the surrounding mixed forest (FASSI & MOSER 1991). *Gilbertiodendron* trees drop a thick decay-resistant litter which reduces herbaceous cover, and the even canopy of *Gilbertiodendron* forest lets through far less light than the

Source : MNHN

uneven canopy of adjacent mixed forest (HART 1990, FASSI & MOSER 1991). This comparison is not decisive: we need experimental studies comparing seedling and sapling regeneration in *Gilbertiodendron* forest and adjacent mixed forest, and comprehensive contrasts of other monodominant forests with adjacent mixed forests. Nonetheless, it appears that neighborhood selection favors a more dynamic forest, which is much richer in animals (LEIGH 1994).

Fig Trees and a Replay of the Origin of Angiosperms

Fig trees have taken species-specific pollination and long-distance seed dispersal one step further. Each species of fig tree has its own species of pollinating wasp (CORNER 1940), inherited from its ancestors: figs and their pollinating wasps diversify in parallel (E. A. HERRE, personal communication). Most species of fig tree bear their fruit in synchrony, so that a fertilized wasp just emerging from a fruit cannot find another fruit to pollinate on the same tree (JANZEN 1979). Even rare species of fig tree can maintain extraordinarily high levels of genetic variation (HAMRICK & MURAWSKI 1991) : their wasps must fly far to find trees to pollinate. In Panamá, 28 fruits collected from a single fruit crop of a strangler fig, *Ficus obtusifolia*, were pollinated by wasps from 22 different paternal trees (J. NASON, E. A. HERRE and J. HAMRICK, ms.). Mature forest on Barro Colorado Island, Panamá, has roughly one adult *Ficus obtusifolia* per six hectares. As less than one in twenty adult trees would be releasing fertilized wasps when these 28 fruits needed pollinators, this *Ficus obtusifolia* must have attracted pollinators from over 2500 hectares of mature forest. A fig wasp is minute: a single fig seed provides enough food to make one. Yet they are extraordinarily effective long-distance pollinators.

In the Neotropics, fig seeds are dispersed primarily by bats. When feeding, these bats all remove fruits some distance away from the parent tree before eating them (MORRISON 1978a, HOWE 1979), for fear of the predators that lurk in fruiting trees, waiting for unwary frugivores (KALKO *et al.* 1995). Some of these bats fly several kilometers in search of trees bearing ripe figs (MORRISON 1978a, 1978b). These bats are accordingly effective seed dispersers, which must carry some seeds remarkably long distances.

Fig trees pay heavily for effective pollination. As a fertilized female wasp must find figs to pollinate within the few days before she dies, most species of fig have some trees with figs ready to pollinate at any given time of year (MILTON *et al.* 1982, WINDSOR *et al.* 1989). Consequently, there are figs ready to eat all through the year, regardless of the propitiousness of the season for fig reproduction (MILTON *et al.* 1982, WINDSOR *et al.* 1989). Moreover, figs with larger fruits are apparently "paying extra" for more effective seed dispersal. Fig wasps are killed by relatively slight overheating: larger fig fruits must transpire precious water tto keep their wasps cool enough (PATIÑO *et al.* 1994). Larger fig fruits are also pollinated by more wasps per fruit (HERRE 1993). Where the foundress number N of wasps pollinating each fruit is larger, the proportion of males among their offspring is higher, wasting more of the fig tree's resources on useless non-pollinators (HERRE 1989). Moreover, where more wasps pollinate each fig fruit, the nematodes parasitizing these wasps are more virulent (HERRE 1993). Apparently, the only *advantage* of larger fig fruits (PATIÑO *et al.* 1994) is that they attract larger bats (BONACCORSO 1979), which fly further (KALKO *et al.* 1995).

Fig trees appear to stand in much the same relation to other angiosperms that the early angiosperms did to gymnosperms. Fig trees grow quickly (JANZEN 1979). *Ficus insipida* photosynthesizes as rapidly per unit area of leaf as crop plants, and much more rapidly than any other species of tree recorded in the literature (ZOTZ *et al.* 1995). "By leaf, fruit and easily rotted wood fig-plants supply an abundance of surplus produce." (CORNER 1967, p. 24). Indeed, in many areas, figs are a resource of central importance. To maintain their pollinators, most species of fig tree must supply ripe fruit all year long. In Asia and the Neotropics, figs are therefore a "keystone resource" whose availability animals can rely on during a season of food shortage (TERBORGH 1986). On Barro Colorado, figs are so steady and reliable a source of fruit that they provide the staple food for a guild of bats specializing on canopy fruit (BONACCORSO 1979) which includes 10 of the island's 20 species of fruit-eating bat (KALKO *et al.* 1995). On that island, fig fruit and nitrogen-rich fig leaves are a major resource for howling monkeys (MILTON 1980) while the small red "bird-figs" of four additional strangler species feed a variety of birds (KALKO *et al.* 1995). The rotting wood of *Ficus insipida* supports an extraordinarily diverse and busy community of insects and other arthropods (ZEH & ZEH 1991, 1992, 1994). Just as angiosperms grew faster, bore tastier and more abundant fruit and leaves, and were more putrescible than gymnosperms, so figs grow faster, provide better food more reliably, and rot more readily once dead, than most angiosperms. More effective pollination, centering on refining the mutualism with insects, triggered each advance. In both cases, improvement in the pollinator mutualism enhanced the luxuriance, and the degree of mutualism, in the forest as a whole. The evolution of tropical rain forest is perhaps the best-documented evidence of the seemingly autocatalytic rôle of mutualism in the organization and evolution of ecological communities.

Source : MNHN

APPENDIX : THE VARIETIES OF "GROUP SELECTION"

1. THE CRUCIAL ROLE OF VARIANCE WITHIN AND AMONG SUBPOPULATIONS

Consider the change $\Delta\mathbf{Z}$ in a population's mean value $\mathbf{Z}$ of a quantitative variate $\mathbf{z}$ between generations t and $t + 1$. Let this population consist of n subpopulations. Following the Appendix of FRANK (1994), let $q_i(t)$ be the proportion of the population which belongs to subpopulation i at generation t; let $\mathbf{Z_i}(t)$ be the mean value of $\mathbf{z}$ in subpopulation i at this time ; let $q_i(t + 1)$ be the proportion of the population's adults in generation $t + 1$ with parents in subpopulation i (an individual with only one parent in subpopulation i counts as 1/2); and let the mean value of $\mathbf{z}$ among these offspring be $\mathbf{Z_i}(t + 1)$. Then

$$\Delta Z = \sum_{i=1}^{n} q_i(t+1)Z_i(t+1) - \sum_{i=1}^{n} q_i(t)Z_i(t) \tag{2}$$

Let w_i be the average number of offspring per parent contributed by subpopulation i to generation $t + 1$, and W the average number of offspring in generation $t + 1$ per parent in generation t for the population as a whole. Then

$$q_i(t+1) = q_i(t)\frac{w_i}{W};$$

$$q_i(t+1) - q_i(t) = q_i(t)\frac{w_i - W}{W} \tag{3}$$

Let $\mathbf{Z_i}(t + 1) = \mathbf{Z_i}(t) + \Delta\mathbf{Z_i}$, where $\Delta\mathbf{Z_i}$ is the change in the mean value of $\mathbf{z}$ between members of subpopulation i in generation t and their offspring in generation $t + 1$. Then

$$\Delta Z = \sum_{i=1}^{n} Z_i[q_i(t+1) - q_i(t)] + \sum_{i=1}^{n} q_i(t+1)\Delta Z_i \tag{4}$$

$$\Delta Z = \sum_{i=1}^{n} q_i(t)Z_i(t)\frac{w_i - W}{W} + \sum_{i=1}^{n} q_i(t)\Delta Z_i\frac{w_i}{W} \tag{5}$$

$$\Delta Z = \frac{1}{W}[\mathrm{cov}(w_i, Z_i) + \sum_{i=1}^{n} w_i q_i(t)\Delta Z_i] \tag{6}$$

The regression $\Delta w_i/\Delta\mathbf{Z_i}$ of a subpopulation's fitness w_i on its mean value $\mathbf{Z_i}$ of $\mathbf{z}$ can be expressed as cov (w_i, $\mathbf{Z_i}$)/$V_\mathbf{b}(\mathbf{Z_i})$, where $V_\mathbf{b}(\mathbf{Z_i})$ is variance among the subpopulations' mean values of $\mathbf{z}$. Setting $\Delta w_i/W\Delta\mathbf{Z_i} = d$ log $w_i/d\mathbf{Z_i}$, the proportionate increase of a subpopulation's fitness occasioned by a unit increase in its average $\mathbf{z}$, we find selection among subpopulations contributes an amount

$$\frac{1}{W}\mathrm{cov}(w_i, Z_i) = V_b(z)\frac{d\log w_i}{dZ_i} \tag{7}$$

to the change $\Delta\mathbf{Z}$ in the population's mean value of $\mathbf{z}$. This contribution is the variance among subpopulations in mean $\mathbf{z}$, times the intensity of selection among subpopulations on their average values of $\mathbf{z}$.

Now suppose that the change $\Delta\mathbf{Z_i}$ in the mean value of $\mathbf{z}$ between the members of subpopulation i at generation t and their adult offspring arises only from changes in gene frequency, not from changes in a given genotype's expected value of $\mathbf{z}$. Reasoning as for equation 5, but setting $\Delta\mathbf{z} = 0$ suggests that

$$\Delta Z_i = \frac{1}{w_i}\mathrm{cov}_i(w, z) = V_i(z)\frac{d\log w}{dz} \tag{8}$$

Here, $\mathrm{cov_i}(w, \mathbf{z})$ is the covariance of w and $\mathbf{z}$ in subpopulation i, $V_\mathbf{i}$ ($\mathbf{z}$) is the variance in $\mathbf{z}$ within subpopulation i, and d log $w/d\mathbf{z}$ is the expected proportionate increase in an individual's proportional share of its population's reproduction from a unit increase in $\mathbf{z}$. CROW & NAGYLAKI (1976) find that equation 7 is true, provided that

1. We estimate a genotype's fitness from the average fitness of its component alleles. For example, consider a locus where the genotypes **AA**, **Aa** and **aa** have frequencies q^2, $2q(1 - q)$ and $(1 - q)^2$, and produce w_{AA}, w_{Aa} and w_{aa} offspring per parent respectively. Here, the average fitnesses - what FISHER (1958) called the average excess in fitness, of the alleles **A** and **a** are $w_A = qw_{AA} + (1 - q)w_{Aa}$ and $w_a = qw_{Aa} + (1 - q)w_{aa}$. To calculate the desired covariance, we assign **AA**, **Aa** and **aa** the relative fitnesses w_A^2, w_Aw_a and w_a^2 respectively : these may differ greatly from the expected numbers of offspring w_{AA}, w_{Aa} and w_{aa} produced by **AA**, **Aa** and **aa** parents.

2. The other covariate is an individual's "additive genetic $\mathbf{z}$" obtained by adding to the population mean $\mathbf{Z}$, the "average effect" (FISHER 1958) on $\mathbf{z}$ from each allele present in the genotype. Thus cov(w, $\mathbf{z}$) is the covariance between the average effect on $\mathbf{z}$ of an individual's genotype, and that genotype's average excess in fitness, as calculated from its component alleles (CROW & NAGYLAKI 1976), and V_i ($\mathbf{z}$) is subpopulation i's average genetic variance in $\mathbf{z}$. With this proviso, we may express the change in the population's grand mean $\mathbf{Z}$ over one generation as

Source : MNHN

$$\Delta Z = V_b(Z_i)\frac{d\log w_i}{dZ_i} + \sum_{i=1}^{n} q_i(t)V_i(z)\frac{d\log w}{dz}: \quad (9)$$

the variance V_b ($\mathbf{Z_i}$) in mean **z** among subpopulations, times the intensity of selection among subpopulations, plus the average over all subpopulations of within population additive genetic variance, multiplied by intensity of selection on **z** within subpopulations.

Let us now flesh out these remarks in detail. To calculate $\Delta\mathbf{Z_i}$, assume first that **z** is affected by a single locus with alleles **A** and **a**. Let the frequencies of **AA**, **Aa** and **aa** in subpopulation i at generation t be q^2, $2q(1 - q)$ and $(1 - q)^2$, and let the average **z**'s for these genotypes be $\mathbf{z_{AA}}$, $\mathbf{z_{Aa}}$ and $\mathbf{z_{aa}}$ respectively. If the subpopulation's adult offspring are also in Hardy-Weinberg equilibrium, and if the change in A's frequency from parents to adult offspring is dq, then

$$\Delta Z_i = 2z_{AA}qdq + 2z_{Aa}(1-2q)dq - 2z_{aa}(1-q)dq \quad (10)$$

The average **z** values for **A** and **a** bearers respectively, counting homozygotes as whole individuals and heterozygotes as half-individuals in each case, are $\mathbf{z_A} = q\mathbf{z_{AA}} + (1 - q)\mathbf{z_{Aa}}$ and $\mathbf{z_a} = q\mathbf{z_{Aa}} + (1 - q)\mathbf{z_{aa}}$. Now let $a = q(\mathbf{z_{AA}} - \mathbf{z_{Aa}}) + (1 - q)(\mathbf{z_{Aa}} - \mathbf{z_{aa}})$. This is the average effect on an individual's **z** of replacing an **a**-allele by an **A**-allele (FISHER 1941). At HARDY-WEINBERG equilibrium, $a = \mathbf{z_A} - \mathbf{z_a}$, and $\Delta\mathbf{Z_i} = 2adq$. Here, the average contribution $a_\mathbf{A}$ of a single **A** allele to an individual's value of **z** is $(1 - q)\,\alpha = \mathbf{z_A} - \mathbf{Z}$, while the average contribution $a_\mathbf{a}$ of a single **a** allele is $-q\,\alpha = \mathbf{z_a} - \mathbf{Z}$. The least square estimates from a linear model of gene effects of $\mathbf{z_{AA}}$, $\mathbf{z_{Aa}}$ and $\mathbf{z_{aa}}$, the "additive genetic **z**" of **AA**, **Aa** and **aa**, are $\mathbf{Z} + 2(1 - q)\,\alpha$, $\mathbf{Z} + (1 - 2q)\,\alpha$, and $\mathbf{Z} - 2q\,\alpha$ respectively. Replacing $\mathbf{z_{AA}}$, $\mathbf{z_{Aa}}$ and $\mathbf{z_{aa}}$ by their linear estimates, $\mathbf{Z} + 2\alpha_\mathbf{A}$, $\mathbf{Z} + \alpha_\mathbf{A} + \alpha_\mathbf{a}$, and $\mathbf{Z} + 2\alpha_\mathbf{a}$, in the expression for $\Delta\mathbf{Z_i}$ does not affect its value : notice that

$$\Delta Z_i = 2\alpha_A d(q^2) + 2(\alpha_A + \alpha_a)d[q(1-q)] + 2\alpha_a d(1-q)^2 =$$
$$2(\alpha_A - \alpha_a)dq = 2\alpha dq \quad (11)$$

If we set

$$Wdq = (w_A - W)q;$$
$$Wd(1-q) = (w_a - W)(1-q), \quad (12)$$

then

$$Wd(q^2) = 2(w_A - W)q^2;$$
$$Wd[q(1-q)] = (w_A + w_a - 2W)q(1-q);$$
$$Wd(1-q)^2 = 2(w_a - W)(1-q)^2 \quad (13)$$

Notice that the change in **AA**'s frequency is governed by a double dose of the average excess in fitness of the allele **A**: the change is decided by w_A, not w_AA. $\Delta\mathbf{Z_i}$ may accordingly be expressed as

$$q^2(2\alpha_A)2(w_A - W) + 2q(1-q)(\alpha_A + \alpha_a)(w_A + w_a - 2W) +$$
$$(1-q)^2(2\alpha_a)2(w_a - W) \quad (14)$$

this expression is cov(α ,w) ... the covariance between a genotype's "additive genetic **z**" and its average excess in fitness as inferred from its component alleles (CROW & NAGYLAKI 1976). Again, we express cov(α, w)/w as V_i(**z**)$d$log$w$/d**z**, where V_i(**z**) is the additive genetic variance in **z**, the variance in additive genetic **z**. If we express $\alpha_\mathbf{A}$ and $\alpha_\mathbf{a}$ in terms of α , V_i(**z**) becomes

$$q^2[2(1-q)\alpha]^2 + 2q(1-q)[(1-2q)\alpha]^2 + (1-q)^2(2q\alpha)^2 =$$
$$2q(1-q)\alpha^2 \quad (15)$$

The additive genetic variance in **z** is α^2 times the proportion of heterozygotes in the population.

If **z** is affected by several loci in linkage equilibrium, cov (α, w) can be obtained by adding the covariances for each locus. "$d$log$W$/d**Z**" is now 1/W times the regression of the multivariate additive genetic **z** on genotypic average excess in fitness.

2. Converting Within- to Among-Population Variance

The relative impact on Δ**Z** of selection within and among subpopulations hinges on the relative magnitudes of V_b ($\mathbf{Z_i}$), the variance among subpopulations in mean **z**, and the average additive genetic variance in **z** within subpopulations, v(**z**). As we shall see, the relative magnitudes of V_b ($\mathbf{Z_i}$) and v(**z**) are set by the degree of gene exchange among subpopulations. Reducing gene exchange increases V_b ($\mathbf{Z_i}$) If individuals tend to mate with members of their own subpopulation, then population-wide heterozygosity is less, by a factor we call 1 - F, than if mating were random. Then the frequencies of **AA**, **Aa** and **aa** in the population as a whole are $q^2(1 - F) + qF$, $2q(1 - q)(1 - F)$ and $(1 - q)^2(1 - F) + (1 - q)F$ respectively, and the variance V_t (**z**) in the population as a whole is

$$Fq[2\alpha(1-q)]^2 + F(1-q)(2\alpha q)^2 + (1-F)2\alpha^2 q(1-q) =$$
$$(1+F)2\alpha^2 q(1-q) \quad (16)$$

The average proportion of heterozygotes within subpopulations is that within the population as a whole : if mating within subpopulations is random, variance within subpopulations V_i(**z**) must average $2\,\alpha^2 q(1 - q)(1 - F)$. Variance among subpopulations, $V_b(\mathbf{Z_i}) = V_T(\mathbf{z}) - v(\mathbf{z})$, is therefore $2F\alpha^2 q(1 - q)$. Thus a breeding pattern which reduced within-population variance by $F\alpha^2 q(1 - q)$

Source : MNHN

created twice this amount in among-population variance (WRIGHT 1951, Appendix C). In general, converting within population variance to among-population variance doubles the variance so converted, whereas the reverse transition halves it.

3. Kin Selection, Individual Advantage, and the Group's Good

Let us now suppose, with SLATKIN & WADE (1978), that all subpopulations have N adults apiece, and that the additive genetic variance in $\mathbf{z}$ is the same, say $v(\mathbf{z})$, for each. First, selection among subpopulations can be shown to be a species of kin selection (HAMILTON 1964). A population's total variance V_T is $v(\mathbf{z}) + V_b(\mathbf{Z_i})$, the sum of within- and between-subpopulation variance, so the intraclass correlation coefficient among members of the same subpopulation is $r = V_b(\mathbf{Z_i})/V_T$. if we represent $d\log w/d\mathbf{z} = -c$ as the cost to an individual of a unit increase in an altruistic trait, and $d\log w_i/d\mathbf{Z} = b - c$ as the net benefit to a subpopulation of a unit increase in its mean value of the trait, then we may rewrite equation 9 as $\Delta\mathbf{Z} = r\,V_T(b - c) - (1 - r)c\,V_T$. $\mathbf{Z}$ increases if $br > c$, that is to say, if the relatedness of an altruistic individual to its fellow group members r, times the benefit b to these members of the altruism, exceeds the cost to the individual of the altruistic trait (CROW & AOKI 1982).

Next, let us consider relatively long-lived populations, and ask what circumstances allow enough variance among populations to favor a subpopulation's good over the advantage of its individuals. Suppose first that our subpopulations are immortal, and that a proportion m of the population's individuals are exchanged as migrants among subpopulations each generation. Each generation, the sampling of one generation's adults from the preceding generation's gametes adds $v(\mathbf{z})/N$ to the variance among populations (LANDE, 1976b) while, on the average, migrants reduce the difference between a subpopulation's mean value of $\mathbf{z}$ and the population's grand mean, $\mathbf{Z_i} - \mathbf{Z}$, by a factor $1 - m$. Migrants thus multiply variance among subpopulations by $(1 - m)^2 = 1 - 2m$ each generation. Thus the influence of migration and genetic drift on $V_b(\mathbf{z})$ balance when

$$2mV_b(Z_i) = \frac{v(z)}{N};$$
$$2mNV_b(Z_i) = v(z) \tag{17}$$

(*cf.* LANDE 1992, equation 5a). Many have concluded that a benefit to the group balances an equally great advantage to one of its individuals when $2mN = 1$ and $V_b(Z_i) = v(\mathbf{z})$ (CROW & AOKI 1982, LEIGH 1983). Migration between subpopulations must be minimal if the good of the fellow members in an individual's subpopulation is to make any difference in his behavior.

4. When Does Selection Among Populations Dominate Evolution ?

The "good of the subpopulation" takes on more concrete meaning when subpopulations themselves die and reproduce. Suppose that $1/L$ of the population's n subpopulations die at the end of each individual generation, and that each subpopulation is immediately replaced by a colony of K young from one of the surviving subpopulations (in the next generation, the new subpopulation's size rises to N). During one individual generation, the $(1 - 1/L)$ surviving populations experience migration and genetic drift, which influence their variance as before, while the remaining fraction $1/L$ of the subpopulations which died are replaced by colonies from other subpopulations. Following LANDE (1992), the variance among populations in generation $t + 1$ may be expressed

$$\left(1-\frac{1}{L}\right)\left[V_b(Z_i)(1-2m)+\frac{v(z)}{N}\right]+\frac{1}{L}\left[V_c(Z_i)\right] \tag{18}$$

as where the new populations are sampled from a pool with variance among means of $V_b(\mathbf{Z}V_\mathbf{i})$. We may express $V_c(\mathbf{Z_i})$ as $v(\mathbf{z})/K + V_b(\mathbf{Z_i})(1 - 2/n)$, where the first term reflects the influence of within-population variance on means of samples of K individuals from the available colonists, and the second term reflects the variance arising from the fact that each new subpopulation arises from a parent, chosen at random. The chances of which subpopulations die and which are chosen to "reproduce" reduces the contribution of among-population variance by a factor of $1 - 2/n$ (LEIGH *et al.* 1993, equation 5): this reduction is the among-population analogue of the depletion of the variance of isolated populations by genetic drift. $V_b(\mathbf{Z_i})$ is therefore in balance when

$$\left[\frac{v(z)}{N}-2mV_b(Z_i)\right]\left(1-\frac{1}{L}\right)+\frac{1}{L}\left[\frac{v(z)}{K}-V_b(Z_i)\left(\frac{2}{n}\right)\right]=0 \tag{19}$$

$$\frac{v(z)}{N}\left(1-\frac{1}{L}\right)+\frac{1}{L}\frac{v(z)}{K}=2mV_b(Z_i)\left(1-\frac{1}{L}\right)+\frac{2V_b(Z_i)}{nL} \tag{20}$$

Now set $(1 - 1/L)/N + 1/LK = 1/N_e$. N_e is the "effective population size" (CROW & KIMURA 1970), the harmonic mean of a subpopulation's size over the L generations of its expected life. If $m = 0$, $V_b(\mathbf{Z_i})$ is in balance when $v(\mathbf{z})/N_e = 2V_b(\mathbf{Z_i})/nL$. The intensity of selection is best measured by the proportionate increase in an entity's *lifetime* fitness. Thus selection within and among populations is equally intense when the fitness change per individual per individual lifetime is the same as the fitness change per population per population lifetime (LEIGH

Source : MNHN

1983). Thus V_b ($\mathbf{Z_i}$) must equal $Lv(\mathbf{z})$ for selection among subpopulations to meet selection within subpopulations on equal terms. This occurs when $2n = N_e$: that is to say, when there are twice as many populations as individuals per population.

Similarly, if there is migration among populations, while the number n of subpopulations is so large that we may safely set $2/n = 0$, then V_b ($\mathbf{Z_i}$) is in balance when

$$\frac{v(z)}{N_e} = 2mV_b(Z_i)\left(1-\frac{1}{L}\right);$$
$$\frac{V_b(Z_i)}{L} \approx \frac{v(z)}{2mN_eL} \qquad (21)$$

Selection among populations meets selection within populations on equal terms if $2mN_eL \approx 1$, that is to say, if one migrant is exchanged per every two populations per population lifetime.

Yet another condition, so far implicitly assumed, must also be met to ensure the prevalence of selection among subpopulations. Let there be infinitely many subpopulations, which exchange no migrants, a fraction $1/L$ of which die at the end of each generation. When a population dies, it is replaced by K adults chosen at random from the surplus young of k different islands (up to now, we have set $k = 1$). If among population variance is V_b ($\mathbf{Z_i}$) in generation t, then in generation $t + 1$ it will be

$$\left[V_b(Z_i)+\frac{v(z)}{N}\right]\left(1-\frac{1}{L}\right)+\frac{1}{L}[V_c(z)] \qquad (22)$$

Here, the genetic variance V_c ($\mathbf{Z_i}$) among newly established populations is the variance among means of samples of k population means, V_b ($\mathbf{Z_i}$)$/k$, plus variance in means of samples of K from the pool of colonists available to replace a given population, σ_c^2/K. The additive genetic variance σ_c^2 in the pool of potential colonists is the heritable variance within a population, plus 1/2 the variance in a sample of k population means (recall that converting among- to within-population variance halves it). Thus

$$\sigma_c^2 = v(z)+\frac{1}{2}\left(1-\frac{1}{k}\right)V_b(z) \qquad (23)$$

$$V_c(z) = \frac{V_b(z)}{k}+\frac{1}{K}\left[v(z)+\frac{1}{2}\left(1-\frac{1}{k}\right)V_b(z)\right] \qquad (24)$$

Gain of variance from genetic drift balances loss from replacing established by newly colonized populations when

$$\left(1-\frac{1}{L}\right)\frac{v(z)}{N} = \frac{1}{L}\left\{\left[V_b(z)-\frac{V_b(z)}{k}\right]-\frac{1}{K}\left[v(z)+\frac{1}{2}\left(1-\frac{1}{k}\right)V_b(z)\right]\right\} \qquad (25)$$

$$\left(1-\frac{1}{L}\right)\frac{v(z)}{N}+\frac{1}{L}\frac{v(z)}{K} = \frac{1}{L}\left[V_b(z)\left(1-\frac{1}{k}\right)\left(1-\frac{1}{2K}\right)\right] \qquad (26)$$

As before, set $(1 - 1/L)/N + 1/LK = 1/N_e$, where N_e is the average population's lifetime harmonic mean number of adults. If $2K >> k$, V_b ($\mathbf{z}$) equilibrates when

$$\frac{v(z)}{N_e} \approx \frac{1}{L}V_b(z)\left(1-\frac{1}{k}\right) \qquad (27)$$

(LANDE 1992, equation 8a, with $m = 0$). Here, selection among subpopulations balances selection among individuals within subpopulations when $N_e(1 - 1/k) = 1$, $k = N_e/(N_e - 1)$. Nearly every population must descend from a single pre-existing population if selection among populations is to dominate selection within populations (LEIGH 1983).

In sum, selection among subpopulations can only dominate selection within subpopulations if there are many more subpopulations than individuals per population, almost no migrants are exchanged among subpopulations, and nearly every subpopulation derives from a single prexisting population.

5. Traitgroup and Neighborhood Selection

Finally, let us consider a population whose individuals aggregate in trait-groups of N adults apiece, but disperse their young into a common pool, from which the next generation's traitgroups are sampled at random (WILSON 1975, 1980). It seems rather farfetched to consider these traitgroups as reproductive individuals in their won right: they have too many "parents", and boundary between one and the next is often too undefinable, for such an analogy to be meaningful. Yet this kind of population organization may have important consequences (WILSON 1980). Let us express an individual's "additive genetic $\mathbf{z}$" as the population mean $\mathbf{Z}$, plus the average effect on $\mathbf{z}$ of each of that individual's genes. Then the variance among a trait-group's members in additive genetic $\mathbf{z}$ is $V(1 - 1/N)$, the variance among a sample of N from a population whose variance among individuals in additive genetic $\mathbf{z}$ is V. Similarly, the variance among traitgroups in their mean values of (additive genetic) $\mathbf{z}$ is V/N. Here, group advantage has only $1/(N - 1)$ times the influence of equally intense individual advantage on the evolution of $\mathbf{Z}$. The same result obtains if the population is continuously distributed, with each individual's reproduction governed by its interaction with $N - 1$ fixed neighbors (WILSON 1975), or if individuals in this continuous population die one by one, rather than whole generations together (LEIGH 1991).

Source : MNHN

First, let us consider a population with discrete trait-groups. Consider a species of fig tree where N fertilized female wasps enter each "syconium," pollinate its flowers, and lay eggs in some of them. These N fertilized "foundresses" can be considered as a "mating trait-group" whose members use the syconium to elaborate a new generation of mated females, which fly off to a common pool from which the next generation's mating trait-groups are drawn at random.

What is the joint effect of selection within and among traitgroups on the sex ratio of the offspring of these wasps ? Let us suppose, for simplicity, the fiction that fig wasps are diploid (in fact, they are haplodiploid). Let sex ratio be governed by a single autosomal locus, with alleles **A** and **a**. Let all mothers produce the same number B of offspring, but let the proportion of females among the offspring of **AA**, **Aa** and **aa** mothers be $r + dr$, $r + dr/2$, and r respectively. In traitgroups where **A**'s frequency among the mothers is q, the mean proportion of females among their offspring is $r + qdr$. In traitgroups where **a**'s frequency is $1 - q$, the number w_a of maternal genes exported in fertilized daughters per **a**-gene in the mother is the expected number of her daughters, $B(r + qdr/2)$, plus the expected number of her sons,$B(1 - r - qdr/2)$ times the number of matings per son, which latter is the traitgroup's overall ratio of daughters to sons, $(r + qdr)/(1 - r - qdr)$. Thus

$$w_a = B\left(r + q\frac{dr}{2}\right) + B\left(1 - r - q\frac{dr}{2}\right)\frac{r + qdr}{1 - r - qdr} \tag{28}$$

$$w_a = B(r + qdr)\left[\frac{r + q\frac{dr}{2}}{r + qdr} + \frac{1 - r - q\frac{dr}{2}}{1 - r - qdr}\right] \tag{29}$$

Similarly,

$$w_A = B(r + qdr)\left[\frac{r + \frac{dr}{2}(1+q)}{r + qdr} + \frac{1 - r - \frac{dr}{2}(1+q)}{1 - r - qdr}\right] \tag{30}$$

$$w_A \approx w_a + \left[\frac{dr/2}{r} - \frac{dr/2}{1 - r}\right]Br \tag{31}$$

Substituting an **A** for an **a** in the mother increases the proportion of females among her offspring by an amount $dr/2$. This increase $\Delta r = dr/2$ increases her gene output by an amount $\Delta w = Br\,\Delta r(1 - 2r)/[r(1 - r)]$. Thus $d \log w/dr$, the proportionate gain in within-group fitness per unit change in r, is $\Delta w/w\Delta r \approx \Delta w/2Br\Delta r = (1 - 2r)/[2r(1 - r)]$. Meanwhile, increasing a traitgroup's proportion of female offspring by dr increases its output of fertilized daughters by the amount $NBdr$, so $d \log w_i/dr = 1/r$. Thus, if we let R be the population-wide proportion of female offspring, R_i the proportion of offspring in traitgroup i which are female, then the mean change ΔR per generation in R is

$$\Delta R = V_b(R_i)\frac{d\log w_i}{dR_i} + v(r)\frac{d\log w}{dr} = V_b(R_i)\frac{dr}{r} + v(r)\frac{(1-2r)dr}{2r(1-r)} \tag{32}$$

(*cf.* Equation 9 of Frank 1986 and Equation 9 in the Appendix). Here, $V_b(R_i)$ and $v(r)$ are variance among subpopulations, and variance among fertlized females within subpopulations, in sex ratio. Since the subpopulations here are traitgroups of N fertilized females apiece, $v(r) + V_T(r)(N - 1)/N$, $V_b(R_i) = V_T(r)/N$, where $V_T(r)$ is population-wide variance in r among fertilized females (Frank 1986). Thus $v(r) = (N - 1)V_b$, and $\Delta R = 0$ when

$$\frac{1}{r} + \frac{(N-1)(1-2r)}{2r(1-r)} = 0; r = \frac{N+1}{2N} \tag{33}$$

(Taylor & Bulmer 1980). The smaller the number N of pollinating foundress wasps per fig fruit, the higher the proportion of females among the offspring (Hamilton 1967, Colwell 1981). When $N = 1$, just enough males should be born to fertilize the females. Analogous theory for haplodiploids has been developed by Frank (1985, 1986), which agrees with theory and observations of Herre (1985, 1987).

Now consider a hexagonal lattice of trees where the reproductive output of each tree is governed by its interactions with its six nearest neighbors, so that a "neighborhood" or traitgroup includes 7 adults, while a tree's seeds are dispersed evenly over a hexagon of radius n, which includes $3n(n - 1) + 1$ trees. Our mathematics will apply equally to genotypes within a monospecific stand of trees, and to tree species within a diverse forest. Let all trees die simultaneously, and let each tree be replaced by a seed chosen randomly from those dispersed to its site. A tree's seeds are spread over the equivalent of $[3n(n - 1) + 1]/7$ neighborhoods. The variance in mean $\mathbf{Z}_i$ among these M neighborhoods is presumably $(M/(M - 1)$ times what it would be were dispersal population-wide. It is therefore $(M - 1)/M(N - 1)$ times the variance in additive genetic **z** among the 7 individuals in a neighborhood. The effect on a locale's **Z** of among-group reproductive competition is reflected by the variance among just those groups which are competing to colonize that locale. If $M = 1$, group advantage has no influence on **Z**, while, the larger M, the more important is the rôle of group advantage (*cf.* Bulmer & Taylor 1980). Trait-group selection offers no incentive for making major sacrifices for one's neighbors, but, where an organism faces a variety of different ways to solve a problem, which are

Source : MNHN

roughly equivalent from its own standpoint, but which have vastly differing impacts on neighbors, traitgroup selection favors the most "neighborly" solution.

ACKNOWLEDGEMENTS

Egbert LEIGH is most grateful to the Laboratoire d'Écologie at Brunoy for providing the opportunity to assemble our thoughts on the importance of mutualism in evolution, and to Marcel and Annette HLADIK for an overflowing abundance of kindness. Nearly every page of this paper gives evidence of Leigh's debt to Edward Allen HERRE for many helpful conversations.

Leigh is also indebted to Robert MAY, first for a very pleasant visit to Oxford just after the seminar at Brunoy, which acquainted us with the many fascinating lessons to be learned from analyses of the "iterated prisoner's dilemma," and second, for sending a reprint of a paper on a crucial stage in the origin of life. G. J. VERMEIJ asked various sharp questions which helped to clarify the paper. Finally, timely instruction by Richard CONDIT and Suzanne LOO DE LAO in the peculiarities of Macintoshes enabled me to present the equations in a mode readable by French machines.

Finally, we wish to thank the plants and animals of Barro Colorado, the monkeys of East Africa, and the many students who helped us to understand them.

REFERENCES

ALLEN, M. F., 1993.– *The Ecology of Mycorrhizae*. Cambridge University Press, Cambridge.

AXELROD, R., 1984.– *The Evolution of Cooperation*. Basic Books, New York.

AXELROD, R. & W. D. HAMILTON., 1981.– The evolution of cooperation. *Science,* 211 : 1390-1396.

BASNET, K., F. N. SCATENA, G. E. LIKENS & A. E. LUGO., 1993.– Ecological consequences of root grafting in Tabonuco (*Dacryodes excelsa*) trees in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. *Biotropica,* 25 : 28-35.

BIRKY, C. W. Jr., 1991.– Evolution and population genetics of organelle genes : mechanisms and models. pp. 112-134 in R. K. SELANDER, A. G. CLARK & T. S. WHITTAM, eds. *Evolution at the Molecular Level*. Sinauer Associates, Sunderland, MA.

BOERLIJST, M. C. & P. HOGEWEG, 1991.– Spiral wave structure in pre-biotic evolution : hypercycles stable against parasites. *Physica,* D 48 : 17-28.

BONACCORSO, F. J., 1979.– Foraging and reproductive ecology in a Panamanian bat community. *Bulletin of the Florida State Museum, Biological Sciences,* 24 : 359-408.

BOND, W. J. & J. J. MIDGLEY., 1995.– Kill thy neighbor : an individualistic argument for the evolution of flammability. *Oikos,* 73 : 79-85.

BREMERMANN, H. J. & J. PICKERING., 1983.– A game-theoretic model of parasite virulence. *Journal of Theoretical Biology,* 100 : 411-426.

BULMER, M. G. & P. D. TAYLOR., 1980.– Dispersal and the sex ratio. *Nature,* 284 : 448-449.

BURDON, J. J., 1987.– *Diseases and Plant Population Biology*. Cambridge University Press, Cambridge.

BUSS, L. W., 1987.– *The Evolution of Individuality*. Princeton University Press, Princeton NJ.

CAMAZINE, S., 1993.– The regulation of pollen foraging by honey bees : how foragers assess the colony's need for pollen. *Behavioral Ecology and Sociobiology,* 32 : 265-272.

CHAPELA, I. H., S. A. REHNER, T. R. SCHULTZ & U. G. MUELLER., 1994.– Evolutionary history of the symbiosis between fungus-growing ants and their fungi. *Science,* 266 : 1691-1694.

CHARLESWORTH, B. & C. H. LANGLEY., 1991.– Population genetics of transposable elements in *Drosophila*. pp. 150-176 in R. K. Selander, A. G. Clark and T. S. Whittam, eds. *Evolution at the Molecular Level*. Sinauer Associates, Sunderland, MA.

CHARNOV, E. L., 1982.– *The Theory of Sex Allocation*. Princeton University Press, Princeton NJ.

CHESSON, P. L. & R. R. WARNER., 1981.– Environmental variability promotes coexistence in lottery competitive systems. *American Naturalist,* 117 : 923-943.

CHISM, J. B. & T. E. ROWELL., 1986.– Mating and residence patterns of male patas monkeys. *Ethology,* 72 : 31-39.

CLEGG, M. T., G. H. LEARN & E. M. GOLENBERG., 1991.– Molecular evolution of chloroplast DNA. pp. 135-149 in R. K. Selander, A. G. Clark and T. S. Whittam, eds. *Evolution at the Molecular Level*. Sinauer Associates, Sunderland, MA.

CLUTTON-BROCK, T. H., 1986.– Sex ratio variation in birds. *Ibis,* 128 : 317-329.

CLUTTON-BROCK, T. H. & G. R. IASON., 1986.– Sex ratio variation in mammals. *Quarterly Review of Biology,* 61 : 339-374.

COE, M. J., D. L. DILCHER, J. O. FARLOW, D. H. JARZEN & D. A, RUSSELL., 1987.– Dinosaurs and land plants. pp. 225-258 in E. M. Friis, W. G. Chaloner and P. R. Crane, eds. *The Origins of Angiosperms and their Biological Consequences*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

COLEY, P. D., J. P. BRYANT & F. STUART CHAPIN III, 1985.– Resource availability and plant herbivore defense. *Science,* 230 : 895-899.

COLWELL, R. K., 1981.– Group selection is implicated in the evolution of female-biassed sex ratios. *Nature,* 290 : 401-404.

CONNELL, J. H. & M. D. LOWMAN., 1989.– Low-diversity tropical rain forests : some possible mechanisms for their existence. *American Naturalist,* 134 : 88-119.

CONNOR, R. C., 1995.– Altruism among non-relatives : alternatives to the 'Prisoner's Dilemma'. *Trends in Ecology and Evolution* 10 : 84-86.

CORNER, E. J. H., 1940.– *Wayside Trees of Malaya*. Government Printer, Singapore.

CORNER, E. J. H., 1964.– *The Life of Plants*. World Publishing Co., Cleveland OH.

CORNER, E. J. H., 1967.– *Ficus* in the Solomon Islands and its bearing on the post-Jurassic history of Melanesia. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* B, 253 : 23-159.

CORNER, E. J. H., 1988. *Wayside Trees of Malaya*, 3d ed. Malayan Nature Society, Kuala Lumpur.

COSMIDES, L. M. & J. TOOBY., 1981.– Cytoplasmic inheritance and intragenomic conflict. *Journal of Theoretical Biology,* 89 : 83-129.

CREPET, W. L., 1984.– Advanced (constant) insect pollination mechanisms : pattern of evolution and implications vis-à-vis angiosperm diversity. *Annals of the Missouri Botanical Garden,* 71 : 607-630.

CREPET, W. L., E. M. FRIIS & K. C. NIXON., 1991.– Fossil evidence for the evolution of biotic pollination. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* B, 333 : 187-195.

CREPET, W. L., K. C. NIXON, E. M. FRIIS & J. V. FREUDENSTEIN., 1992.– Oldest fossil flowers of hamamelidaceous affinity, from the Late Cretaceous of New Jersey. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 89 : 8986-8989.

Source : MNHN

CROW, J. F., 1979.– Genes that violate Mendel's rules. *Scientific American* 240 : 134-146.
CROW, J. F., 1991.– Why is Mendelian segregation so exact ? *BioEssays* 13 : 305-312.
CROW, J. F. & K. AOKI., 1982.– Group selection for a polygenic behavioral trait : a differential proliferation model. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 79 : 2628-2631.
CROW, J. F. & M. KIMURA., 1970.– *Introduction to Population Genetics Theory*. Harper and Row, New York.
CROW, J. F. & T. NAGYLAKI., 1976.– The rate of change of a character correlated with fitness. *American Naturalist* 110 : 207-213.
DARWIN, C. R. 1859.– *The Origin of Species*. London, John Murray.
DAWKINS, R., 1982.– *The Extended Phenotype*. Oxford University Press, Oxford.
DAWSON, T. E., 1993.– Hydraulic lift and water use by plants : implications for water balance, performance and plant-plant interactions. *Œcologia,* 95 : 565-574.
DYSON, F., 1985.– *Origins of Life*. Cambridge University Press, Cambridge.
EBERHARD, W. G., 1980.– Evolutionary consequences of intracellular organelle competition. *Quarterly Review of Biology* 55 : 231-249.
EIGEN, M., W. GARDINER, P. SCHUSTER AND R. WINKLER-OSWATITCH., 1981.– The origin of genetic information. *Scientific American* 244 : 88-118.
EMLEN, S. T. & P. H. WREGE., 1992.– Parent-offspring conflict and the recruitment of helpers among bee-eaters. *Nature,* 356 : 331-333.
FASSI, B. & M. MOSER., 1991.– Mycorrhizae in the natural forests of tropical Africa and the Neotropics. pp. 157-202 in *Funghi, Pianti e Suolo*. Centro di Studio sulla Micologia del Terreno, C. N. R., Torino.
FISCHER, E. A., 1980.– The relationship between mating system and simultaneous hermaphroditism in the coral reef fish, *Hypoplectrus nigricans* (Serranidae). *Animal Behaviour* 28 : 620-633.
FISCHER, E. A., 1981.– Sexual allocation in a simultaneously hermaphroditic coral reef fish. *American Naturalist,* 117 : 64-82.
FISCHER, E. A., 1987.– The evolution of sexual patterns in the seabasses. *BioScience,* 37 : 482-489.
FISCHER, E. A., 1988.– Simultaneous hermaphroditism, tit-for-tat, and the evolutionary stability of social systems. *Ethology and Sociobiology,* 9 : 119-136.
FISHER, R. A., 1930.– *The Genetical Theory of Natural Selection*. Clarendon Press, Oxford.
FISHER, R. A., 1941.– Average excess and average effect of a gene substitution. *Annals of Eugenics* (now *Annals of Human Genetics*), 11 : 53-63.
FISHER, R. A., 1958.– *The Genetical Theory of Natural Selection*, second edition. Dover Press, New York.
FORGET, P.-M., 1993.– Post-dispersal predation and scatterhoarding of *Dipteryx panamensis* (Papilionaceae) seeds by rodents in Panama. *Œcologia,* 94 : 255-261.
FORGET, P.-M., 1994.– Recruitment pattern of *Vouacapoua americana* (Caesalpiniaceae), a rodent-dispersed tree species in French Guiana. *Biotropica,* 25 : 408-419.
FORGET, P.-M. & T. MILLERON., 1991.– Evidence for secondary seed dispersal by rodents in Panama. *Œcologia,* 87 : 596-599.
FRANK, S. A., 1985.– Hierarchical selection theory and sex ratios. II. On applying the theory, and a test with fig wasps. *Evolution,* 39 : 949-964.
FRANK, S. A., 1986.– Hierarchical selection theory and sex ratios. I. General solutions for structured populations. *Theoretical Population Biology* 29 : 312-342.
FRANK, S. A., 1994.– Kin selection and virulence in the evolution of protocells and parasites. *Proceedings of the Royal Society of London* B, 258 :153-161.
FRANKS, N. R., 1989.– Army ants : a collective intelligence. *American Scientist,* 77 : 138-145.
FRANKS, N. R. & B. HÖLLDOBLER., 1987.– Sexual competition during colony reproduction in army ants. *Biological Journal of the Linnean Society,* 30 : 229-243.
GILLETT, J. B., 1962.– Pest pressure, an underestimated factor in evolution. *Systematics Association Publication,* 4 : 37-46.
GIVNISH, T. J., 1981.– Serotiny, geography and fire in the pine barrens of New Jersey. *Evolution,* 35 : 101-123.
GIVNISH, T. J., 1988.– Ecology and evolution of carnivorous plants. pp. 243-290 *in* W. B. ABRAHAMSON, ed. *Plant-Animal Interactions*. McGraw-Hill, New York.
GOMPPER, M., 1994.– *The Importance of Behavior, Ecology and Genetics to the Maintenance of White-nosed Coati (*Nasua narica*) Social Structure*. Ph. D. Dissertation, Dept. of Zoology, University of Tennessee, Knoxville.
GRADWOHL, J. & R. GREENBERG., 1980.– The formation of antwren flocks on Barro Colorado Island, Panama. *Auk,* 97 : 385-395.
GRAY, M. W., 1983.– The bacterial ancestry of plastids and mitochondria. *BioScience,* 33 : 693-699.
HAIG, D., 1993.– Alternatives to meiosis : the unusual genetics of red algae, microsporidia, and others. *Journal of Theoretical Biology,* 163 : 15-31.
HAMILTON, W. D., 1964.– The genetical evolution of social behavior. I. *Journal of Theoretical Biology,* 7 : 1-16.
HAMILTON, W. D., 1967.– Extraordinary sex ratios. *Science,* 156 : 477-488.
HAMRICK, J. L. & D. A. MURAWSKI., 1991.– Levels of allozyme diversity in populations of uncommon Neotropical tree species. *Journal of Tropical Ecology,* 7 : 395-399.
HART, T. B., 1990.– Monospecific dominance in tropical rain forests. *Trends in Ecology and Evolution,* 5 : 6-11.
HART, T. B., J. A. HART & P. G. MURPHY., 1989.– Monodominant and species-rich forests of the humid tropics : causes for their co-occurrence. *American Naturalist,* 133 : 613-633.
HEINZE, J., B. HÖLLDOBLER & C. PEETERS., 1994.– Conflict and cooperation in ant societies. *Naturwissenschaften,* 81 : 489-497.
HERRE, E. A., 1985.– Sex ratio adjustment in fig wasps. *Science,* 228 : 896-898.
HERRE, E. A., 1987.– Optimality, plasticity and selective regime in fig wasp sex ratios. *Nature,* 329 : 627-629.
HERRE, E. A., 1989.– Coevolution of reproductive characteristics in 12 species of New World figs and their pollinator wasps. *Experientia,* 45 : 637-647.
HERRE, E. A., 1993.– Population structure and the evolution of virulence in nematode parasites of fig wasps. *Science,* 259 : 1442-1445.
HINKLE, G., J. K. WETTERER, T. R. SCHULTZ & M. L. SOGIN., 1994.– Phylogeny of the attine ant fungi based on analysis of small subunit ribosomal RNA gene sequences. *Science,* 266 : 1695-1697.
HOBBIE, S. E., 1992.– Effects of plant species on nutrient cycling. *Trends in Ecology and Evolution,* 7 : 336-339.
HÖLLDOBLER, B. AND E. O. WILSON. *The Ants*. Harvard

Source : MNHN

University Press, Cambridge, MA.
HORN, H. S., 1971.– *The Adaptive Geometry of Trees*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
HOWE, H. F., 1979.– Fear and frugivory. *American Naturalist,* 114 : 925-931.
HUANG, Z.-Y. & G. E. ROBINSON., 1992.– Honeybee colony integration : worker-worker interactions mediate hormonally regulated plasticity in division of labor. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA,* 89 : 11726-11729.
HURST, L. D., 1990.– Parasite diversity and the evolution of diploidy, multicellularity and anisogamy. *Journal of Theoretical Biology,* 144 : 429-443.
HURST, L. D., 1992.– Intragenomic conflict as an evolutionary force. *Proceedings of the Royal Society of London* B, 248 : 135-140.
HURST, L. D., 1993.– The incidences, mechanisms and evolution of cytoplasmic sex ratio distortion in animals. *Biological Reviews,* 68 : 121-193.
JANOS, D. P., 1980.– Mycorrhizae influence tropical succession. *Biotropica,* 12, supplement : 56-64.
JANZEN, D. H., 1966.– Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. *Evolution,* 20 : 249-275.
JANZEN, D. H., 1970.– Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist,* 104 : 501-528.
JANZEN, D. H., 1979.– How to be a fig. *Annual Review of Ecology and Systematics,* 10 : 13-51.
JANZEN, D. H., 1980.– Specificity of seed-attacking beetles in a Costa Rican deciduous forest. *Journal of Ecology,* 68 : 929-952.
JEON, K. W., 1972.– Development of cellular dependence on infective organisms : micrurgical studies in amoebas. *Science,* 176 : 1122-1123.
JEON, K. W., 1987.– Change of cellular "pathogens" into required cell components. *Annals of the New York Academy of Sciences,* 503 : 359-371.
JEON, K. W. & T. I. AHN., 1978.– Temperature sensitivity : a cell character determined by obligate endosymbionts in amoebas. *Science,* 202 : 635-637.
JOFFRE, R. & S. RAMBAL., 1988.– Soil water improvement by trees in the rangelands of southern Spain. *Acta Oecologica/Oecologia Plantarum,* 9 : 405-422.
JOLLY, A., 1985.– *The Evolution of Primate Behavior.* 2d ed. Macmillan, New York.
JONES, S. E., 1977.– Coexistence in mixed species antwren flocks. *Oikos,* 29 : 366-375.
KALKO, E. K. V., E. A. HERRE & C. O. HANDLEY Jr., 1995.– Relation of fig fruit characteristics to fruit-eating bats in the New and Old World tropics. *Journal of Biogeography*, submitted.
KAUFMANN, J. H., 1962.– Ecology and Social behavior of the coati, *Nasua narica* on Barro Colorado Island Panama. *University of California Publications in Zoölogy,* 60 : 95-222.
KIMURA, M., 1965.– A stochastic model concerning the maintenance of genetic variability in quantitative characters. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA,* 54 : 731-736.
KING, D. A., 1993.– A model analysis of the influence of root and foliage allocation on forest production and competition between trees. *Tree Physiology,* 12 : 119-135.
KOESTLER, A., 1967. *The Ghost in the Machine*. Hutchinson Publishing Group, Ltd.
LANDE, R., 1976a.– The maintenance of genetic variability by mutation in a polygenic character with linked loci. *Genetical Research,* 26 : 221-235.
LANDE, R., 1976b.– Natural selection and random genetic drift in phenotypic evolution. *Evolution,* 30 : 314-334.
Lande, R., 1992. Neutral theory of quantitative genetic variance in an island model with local extinction and colonization. *Evolution,* 46 : 381-389.
LAW, R. & D. H. LEWIS., 1983.– Biotic environments and the maintenance of sex -some evidence from mutualistic symbioses. *Biological Journal of the Linnean Society,* 20 : 249-276.
LEIGH, E. G. Jr., 1970.– Sex ratio and differential mortality between the sexes. *American Naturalist,* 104 : 205-210.
LEIGH, E. G. Jr., 1971.– *Adaptation and Diversity*. San Francisco, Freeman, Cooper & Co.
LEIGH, E. G. Jr., 1977.– How does evolution reconcile individual advantage with the good of the group ? *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA,* 74 : 4542-4546.
LEIGH, E. G. Jr., 1982.– Introduction : why are there so many kinds of tropical trees ? pp. 63-66 *in* E. G. LEIGH, JR., A. S. RAND & D. M. WINDSOR, eds. *The Ecology of a Tropical Forest : Seasonal Rhythms and Long-term Changes*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
LEIGH, E. G. Jr., 1983.– When does the good of the group override the advantage of the individual ? *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA,* 80 : 2985-2989.
LEIGH, E. G. Jr., 1987.– Ronald Fisher and the development of evolutionary theory. II. Influences of new variation on evolutionary process. *Oxford Surveys in Evolutionary Biology,* 4 : 212-263.
LEIGH, E. G. Jr., 1991.– Genes, bees and ecosystems : the evolution of a common interest among individuals. *Trends in Ecology and Evolution,* 6 : 257-262.
LEIGH, E. G. Jr., 1994.– Do insect pests promote mutualism among tropical trees ? *Journal of Ecology,* 82 : 677-680.
LEIGH, E. G. Jr., E. A. HERRE & E. A. FISCHER., 1985.– Sex allocation in animals. *Experientia,* 41 : 1265-1276.
LEWONTIN, R. C., 1970.– The units of selection. *Annual Review of Ecology and Systematics,* 1 : 1-18.
LEWONTIN, R. C., 1978.– Adaptation. *Scientific American,* 239 : 212-230.
LEWONTIN, R. C. & L. C. DUNN., 1960.– The evolutionary dynamics of a polymorphism in the house mouse. *Genetics,* 45 : 705-722.
LYTTLE, T. W., 1977.– Experimental population genetics of meiotic drive systems I. Pseudo-*Y* chromosomal drive as a means of eliminating cage populations of *Drosophila melanogaster*. *Genetics,* 86 : 413-445.
LYTTLE, T. W., 1979.– Experimental population genetics of meiotic drive systems II. Accumulation of genetic modifiers of segregation distorter (*SD*) in laboratory populations. *Genetics,* 91 : 339-357.
LYTTLE, T. W., 1981.– Experimental population genetics of meiotic drive systems III. Neutralization of sex-ratio distortion in Drosophila through sex-chromosome aneuploidy. *Genetics,* 98 : 317-334.
MCDONALD, D. B. & W. K. POTTS., 1994.– Cooperative display and relatedness among males in a lek-mating bird. *Science,* 266 : 1030-1032.
MCKEY, D., 1984.– Interaction of the ant-plant *Leonardoxa africana* (Caesalpiniaceae) with its obligate inhabitants in a rainforest in Cameroon. *Biotropica,* 16 : 81-99.
MARGULIS, L., 1981.– *Symbiosis in Cell Evolution*. W. H. Freeman, San Francisco.
MARGULIS, L. & D. SAGAN., 1986.– *Origins of Sex*. Yale University Press, New Haven, CT.
MAY, R. M., 1991. Hypercycles spring to life. *Nature*, 353 : 607-608.

Source : MNHN

MAY, R. M. & R. M. ANDERSON., 1983.– Epedemiology and genetics in the coevolution of parasites and hosts. *Proceedings of the Royal Society of London*, B 219 : 281-313.
MAY, R. M. & R. M. ANDERSON., 1990.– Parasite-host coevolution. *Parasitology,* 100 : S89-S101.
MAYNARD SMITH, J., 1978.– *The Evolution of Sex.* Cambridge University Press, Cambridge.
MAYNARD SMITH, J., 1979.– Hypercycles and the origin of life. *Nature,* 280 : 445-446.
MAYNARD SMITH, J., 1988.– Evolutionary progress and levels of selection. pp. 219-230 in M. H. Nitecki, ed. *Evolutionary Progress*, University of Chicago Press, Chicago, IL.
MILTON, K., 1980.– *The Foraging Strategy of Howler Monkeys.* Columbia University Press, New York.
MILTON, K., D. M. WINDSOR, D. W. MORRISON & M. A. ESTRIBI., 1982.– Fruiting phenologies of two Neotropical *Ficus* species. *Ecology,* 63 : 752-762.
MORRISON, D. W., 1978a.– Foraging behavior and energetics of the frugivorous bat *Artibeus jamaicensis. Ecology,* 59 : 716-723.
MORRISON, D. W., 1978b.– On the optimal searching strategy for refuging predators. *American Naturalist,* 112 : 925-934.
MOYNIHAN, M. H., 1962.– The organization and probable evolution of some mixed species flocks of Neotropical birds. *Smithsonian Miscellaneous Collections,* 143 : 1-140.
MOYNIHAN, M. H., 1968.– Social mimicry : character convergence versus character displacement. *Evolution,* 22 : 315-331.
MOYNIHAN, M. H., 1979.– *Geographic Variation in Social Behavior and in Adaptations to Competition among Andean Birds.* Nuttall Ornithological Club, Cambridge, MA.
MUNN, C. A., 1985.– Permanent canopy and understory flocks in Amazonia : species composition and population density. pp. 683-712 *in* P. A. Buckley, M. S. Foster, E. S. Morton, R. S. Ridgely & F. G. Buckley, eds. *Neotropical Ornithology.* Ornithological Monographs no. 36, American Ornithologists' Union, Washington, DC.
MUSCATINE, L., P. G. FALKOWSKI, Z. DUBINSKY, P. A. COOK AND L. R. MCCLOSKEY., 1989.– The effect of external nutrient resources on the population dynamics of zooxanthellae in a reef coral. *Proceedings of the Royal Society of London* B, 236 : 311-324.
NETTING, R. McC., 1989.– Smallholders, householders, freeholders : why the family farm works well worldwide. pp. 221-242 *in* R. R. Wilk, ed. *The Household Economy : The Domestic Mode of Production Reconsidered.* Boulder : Westview Press.
NETTING, R. McC., 1990.– Population, permanent agriculture, and politics : unpacking the evolutionary portmanteau. pp. 21-61 in S. Upham, ed. *The Evolution of Political Systems.* Cambridge University Press, Cambridge, UK.
NIXON, K. C. & W. L. CREPET., 1993.– Late Cretaceous fossil flowers of Ericalean affinity. *American Journal of Botany,* 80 : 616-623.
NOWAK, M. A., S. BONHOEFFER & R. M. MAY., 1994a.– Spatial games and the maintenance of cooperation. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA,* 91 : 4877-4881.
NOWAK, M. A., S. BONHOEFFER & R. M. MAY., 1994b.– More spatial games. *International Journal of Bifurcation and Chaos,* 4 : 33-56.
NOWAK, M. A. & R. M. MAY., 1992.– Spatial games and evolutionary chaos. *Nature,* 359 : 826-829.
NOWAK, M. A. & R. M. MAY., 1993.– The spatial dilemmas of evolution. *International Journal of Bifurcation and Chaos,* 3 : 35-78.
Nowak, M. A. and K. Sigmund., 1992. Tit for tat in heterogeneous populations. *Nature,* 355 : 250-253.
Nowak, M. and K. Sigmund., 1993. A strategy of win-stay, lose-shift that outperforms tit-for-tat in the Prisoner's Dilemma game. *Nature,* 364 : 56-58.
PAGE, R. E. JR., G. E. ROBINSON & M. K. FONDRK., 1989.– Genetic specialists, kin recognition and nepotism in honey-bee colonies. *Nature,* 338 : 576-579.
PATIÑO, S., E. A. HERRE & M. T. TYREE., 1994.– Physiological determinants of *Ficus* fruit temperature and implications for survival of pollinator wasp species : comparative physiology through an energy budget approach. *Œcologia,* 100 : 13-20.
PELLMYR, O. & C. J. HUTH., 1994.– Evolutionary stability of mutualism between yuccas and yucca moths. *Nature,* 372 : 257-260.
PELLMYR, O. & J. N. THOMPSON., 1992.– Multiple occurrences of mutualism in the yucca moth lineage. *Proceedings of the National Academy of Sciences,* 89 : 2927-2929.
PROUT, T., J. BUNDGAARD AND S. BRYANT., 1973.– Population genetics of modifiers of meiotic drive I. The solution of a special case and some general implications. *Theoretical Population Biology,* 4 : 446-465.
RATNIEKS, F. L. W., 1993.– Egg-laying, egg-removal and ovary development by workers in queenright honey bee colonies. *Behavioral Ecology and Sociobiology,* 32 : 191-198.
RATNIEKS, F. L. W. & H. K. REEVE., 1992.– Conflict in single-queen hymenopteran societies : the structure of conflict and processes that reduce conflict in advanced eusocial species. *Journal of Theoretical Biology,* 158 : 33-65.
RATNIEKS, F. L. W. & P. K. VISSCHER., 1989.– Worker policing in the honeybee. *Nature,* 342 : 796-797.
REEVES, H. K. & P. NONACS., 1992.– Social contracts in wasp societies. *Nature,* 359 : 823-825.
REGAL, P. J., 1977.– Ecology and evolution of flowering plant dominance. *Science,* 196 : 622-629.
REMY, W., T. N. TAYLOR, H. HASS & H. KERP., 1994.– Four hundred-million-year-old vesicular arbuscular mycorrhizae. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA,* 91 : 11841-11843.
ROBINSON, G. E., 1992.– Regulation of division of labor in insect societies. *Annual Reviews of Entomology,* 37 : 637-665.
ROBINSON, G. E. & R. E. PAGE Jr., 1988.– Genetic determination of guarding and undertaking in honey-bee colonies. *Nature,* 333 : 356-358.
ROBINSON, G. E., R. E. PAGE Jr., C. STRAMBI & A. STRAMBI., 1989.– Hormonal and genetic control of behavioral integration in honey bee colonies. *Science,* 246 : 119-112.
ROISIN, Y., 1994.– Intragroup conflicts and the evolution of sterile castes in termites. *American Naturalist,* 143 : 751-765.
ROWAN, R. & N. KNOWLTON., 1995.– Intraspecific diversity and ecological zonation in coral-algal symbiosis. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, in press.
ROWAN, R. & D. A. POWERS., 1991.– A molecular genetic classification of zooxanthellae and the evolution of animal-algal symbioses. *Science,* 251 : 1348-1351.
ROWELL, T. E., 1975.– Growing up in a monkey group. *Ethos,* 3 : 113-128.
ROWELL, T. E., 1987.– On the significance of the concept of the harem when applied to animals. *Social Science Information,* 26 : 649-669.
RUSSELL, J. K., 1982.– Timing of reproduction by coatis (*Nasua narica*) in relation to fluctuations in food resources. pp. 413-431 *in* E. G. Leigh Jr., A. S. Rand & D. M. Windsor, eds. *The*

Source : MNHN

Ecology of a Tropical Forest, Smithsonian Institution Press, Washington DC.

SCHALLER, G. B., 1972.– *The Serengeti Lion*. University of Chicago Press, Chicago.

SCHUPP, E. W., 1986.– *Azteca* protection of *Cecropia*: ant occupation benefits juvenile trees. *Œcologia,* 70 : 379-385.

SCHUPP, E. W. & D. H. FEENER Jr., 1991.– Phylogeny, lifeform, and habitat dependence of ant-defended plants in a Panamanian forest. pp. 177-197 *in* C. R. HUXLEY & D. F. CUTLER, eds. *Ant-Plant Interactions*. Oxford University Press, Oxford.

SEELEY, T. D., 1989a.– The honey bee colony as a superorganism. *American Scientist,* 77 : 546-553.

SEELEY, T. D., 1989b.– Social foraging in honey bees : how nectar foragers assess their colony's nutritional status. *Behavioral Ecology and Sociobiology,* 24 : 181-199.

SEELEY, T. D., 1994.– Honey bee foragers as sensory units of their colonies. *Behavioral Ecology and Sociobiology,* 34 : 51-62.

SEELEY, T. D., S. CAMAZINE & J. SNEYD., 1991.– Collective decision-making in honey bees : how colonies choose among nectar sources. *Behavioral Ecology and Sociobiology,* 28 : 277-290.

SEELEY, T. D. & R. A. LEVIEN., 1987.– A colony of mind. *The Sciences,* 27 : 28-43.

SIMON, L., J. BOUSQUET, R. C. LÉVESQUE & M. LALONDE., 1993.– Origin and diversification of endomycorrhizal fungi and coincidence with vascular land plants. *Nature,* 363 : 67-69.

SILVER, L. M., 1985.– Mouse *t* haplotypes. *Annual Review of Genetics,* 19 : 179-208.

SLATKIN, M. & M. J. WADE., 1978.– Group selection on a quantitative character. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA,* 75 : 3531-3534.

SMITH, A., 1759.– *The Theory of Moral Sentiments*. London, A. Millar.

SMITH, A., 1776.– *An Enquiry into the Nature and Causes of the Wealth of Nations*. London, W. Strahan & T. Cadell.

SMITH, W. J., 1986.– An "informational" perspective on manipulation. pp. 71-86 *in* R. W. MITCHELL & N. S. THOMPSON, eds. *Deception. Perspectives on Human and Nonhuman Deceit*. State University of New York Press, Albany.

SMYTHE, N., 1977.– The function of mammalian alarm advertising : social signals or pursuit invitation ? *American Naturalist,* 111 : 191-194.

SMYTHE, N., 1989.– Seed survival in the palm *Astrocaryum standleyanum*: evidence for dependence upon its seed dispersers. *Biotropica,* 21 : 50-56.

SUSSMAN, R. W., 1991.– Primate origins and the evolution of angiosperms. *American Journal of Primatology,* 23 : 209-223.

SZATHMARY, E. & L. DEMETER., 1987.– Group selection of early replicators and the origin of life. *Journal of Theoretical Biology,* 128 : 463-486.

SZATHMARY, E. & J. MAYNARD SMITH., 1995.– The major evolutionary transitions. *Nature,* 374 : 227-232.

TAYLOR, P. D. & M. G. BULMER., 1980.– Local mate competition and the sex ratio. *Journal of Theoretical Biology,* 86 : 409-419.

TERBORGH, J., 1986.– Keystone plant resources in the tropical forest. pp. 330-344 in M. E. Soulé, ed. *Conservation Biology*. Sinauer Associates, Sunderland, MA.

THOMPSON, J. N., 1994.– *The Coevolutionary Process*. Chicago, University of Chicago Press.

TIFFNEY, B. H., 1984.– Seed size, dispersal syndromes, and the rise of the angiosperms : evidence and hypothesis. *Annals of the Missouri Botanical Garden,* 71 : 551-576.

TRENCH, R. K., 1987.– Dinoflagellates in non-parasitic symbioses. pp. 530-570 in F. J. R. Taylor, ed. *The Biology of Dinoflagellates*. Oxford, Blackwell Scientific.

TRIVERS, R. L. & H. HARE., 1976.– Haplodiploidy and the evolution of the social insects. *Science,* 191 : 249-263.

TURELLI, M., 1984.– Heritable genetic variation via mutation-selection balance : Lerch's zeta meets the abdominal bristle. *Theoretical Population Biology,* 25 : 138-193.

VON NEUMANN, J. & O. MORGENSTERN., 1944.– *Theory of Games and Economic Behavior*. Princeton University Press, Princeton NJ.

WADE, M. J., 1978.– A critical review of the models of group selection. *Quarterly Review of Biology,* 53 : 101-114.

WERREN, J. H., U. NUR & C.-I. WU., 1988.– Selfish genetic elements. *Trends in Ecology and Evolution,* 3 : 297-302.

WEST, S. A. & E. A. HERRE., 1994.– The ecology of the New World fig-parasitizing wasps *Idarnes* and implications for the evolution of the fig-pollinator mutualism. *Proceedings of the Royal Society of London* B, 258 : 67-72.

WEST-EBERHARD, M. J., 1979.– Sexual selection, social competition, and evolution. *Proceedings of the American Philosophical Society,* 123 : 222-234.

WEST-EBERHARD, M. J., 1981.– Intragroup selection and the evolution of insect societies. pp. 3-17 *in* R. D. ALEXANDER & D. W. TINKLE, eds. *Natural Selection and Social Behavior : Recent Research and New Theory*. Chiron Press, New York.

WEST-EBERHARD, M. J., 1987.– Flexible strategy and social evolution. pp. 35-51 *in* Y. ITO, J. L. BROWN & J. KIKKAWA, eds. *Animal Societies : Theories and Facts*. Japan Science Society Press, Tokyo.

WIEBES, J. T., 1979.– Co-evolution of figs and their insect pollinators. *Annual Review of Ecology and Systematics,* 10 : 1-12.

WILLIAMS, G. C., 1979.– The question of adaptive sex ratio in outcrossed vertebrates. *Proceedings of the Royal Society of London,* B, 205 : 567-580.

WILLIS, E. O., 1967.– The Behavior of Bicolored Antbirds. *University of California Publications in Zoology,* 79 : 1-132.

WILSON, D. S., 1975.– A theory of group selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA,* 72 : 143-146.

WILSON, D. S., 1980.– *The Natural Selection of Populations and Communities*. Benjamin/Cummings, Menlo Park, CA.

WINDSOR, D. M., D. W. MORRISON, M. A. ESTRIBI & B. DE LEON., 1989.– Phenology of fruit and leaf production by 'strangler' figs on Barro Colorado Island, Panamá. *Experientia,* 45 : 647-653.

WING, S. L., L. J. HICKEY & C. C. SWISHER., 1993.– Implications of an exceptional fossil flora for late Cretaceous vegetation. *Nature,* 363 : 342-344.

WRIGHT, S., 1951.– The genetical structure of populations. *Annals of Eugenics* (now *Annals of Human Genetics*), 15 : 323-354.

WU, C.-I. & M. F. HAMMER., 1991.– Molecular evolution of ultraselfish genes of meiotic drive systems. pp. 177-203 *in* R. K. SELANDER, A. G. CLARK & T. S. WHITTAM, eds. *Evolution at the Molecular Level*. Sinauer Associates, Sunderland, MA.

ZEH, D. W. & J. A. ZEH., 1991.– Dispersal-generated sexual selection in a beetle-riding pseudoscorpion. *Behavioral Ecology and Sociobiology,* 30 : 135-142.

ZEH, D. W. & J. A. ZEH., 1992.– Emergence of a giant fly triggers phoretic dispersal in the neotropical pseudoscorpion, *Semeiochernes armoger* (Balzan) (Pseudoscorpionida : Chernetidae). *Bulletin of the British Arachnological Society,* 9 : 43-46.

ZEH, J. A. & D. W. ZEH., 1994.– Tropical liaisons on a beetle's back. *Natural History,* 103 : 36-43.

Source : MNHN

ZIMMERING, S., L. SANDLER & B. NICOLETTI., 1970.– Mechanisms of meiotic drive. *Annual Review of Genetics,* 4 : 409-436.

ZOTZ, G., G. HARRIS, M. KÖNIGER & K, WINTER., 1995.– High rates of photosynthesis in the tropical pioneer tree, *Ficus insipida* Willd. *Flora*, 190 : 265-272.

VERSION FRANÇAISE ABRÉGÉE

Au cours de plusieurs périodes critiques de l'évolution du vivant, comme celle de l'émergence de l'endosymbiose des eucaryotes, celle de la coordination pour la reproduction sexuelle, de la duplication de plusieurs gènes en une méiose ordonnée, ou celles de l'évolution des organismes pluricellulaires et des groupes sociaux, des ensembles simples ont été regroupés en entités plus complexes. Ces ensembles nouveaux ne peuvent apparaître que si la sélection naturelle favorise des relations harmonieuses et une interdépendance à l'intérieur du groupe où les parties interagissent, de façon à transformer le groupement en un tout.

Dans quelles conditions la sélection naturelle peut-elle favoriser l'émergence de ces relations harmonieuses d'interdépendance ? S'il n'y a pas d'échange de migrants entre les groupes et si chaque groupe est composé d'individus issus d'un seul groupe parental – comme dans le cas des populations de mitochondries de différents protistes d'une même espèce – la sélection entre groupes est plus importante que la sélection à l'intérieur des groupes, et elle favorise les individus les plus utiles au groupe. Dans les groupes formés des jeunes issus de plusieurs parents, la compétition entre individus est favorable au groupe, à condition que ses membres puissent neutraliser les individus "hors la loi" qui entrent en compétition en utilisant des moyens nuisibles à l'ensemble du groupe. Ce principe s'applique aux gènes des chromosomes du génome, dans le cas de la reproduction sexuée. Dans ce cas, la sélection sur d'autres loci favorise les allèles qui suppriment la ségrégation/distorsion due aux mutants dont la méiose est biaisée en leur faveur. Il en résulte une méiose "équitable" permettant aux allèles de se répandre uniquement si l'individu qui les porte en bénéficie. Enfin, les mammifères et les poissons qui forment des groupes sociaux leur permettant d'éviter la prédation doivent rester groupés pour éviter d'être pris individuellement : dans de tels groupes, un individu prend des risques s'il rompt l'homogénéité du groupe dont il dépend.

La sélection dans les groupes ou le contrôle mutuel qu'exercent entre eux les individus d'un groupe ne peut changer le groupe en une unité intégrale que s'il existe à la fois un intérêt commun à tous les membres – tel que la dépendance d'un parasite à la survie de son hôte ou le bénéfice que les membres d'une société d'insectes dérivent de la division des tâches – *et* des conditions permettant que cet intérêt commun reste prévalent parmi les membres du groupe. L'utilisation d'un hôte sous forme de territoire d'où les migrants de même espèce sont exclus a permis la sélection de groupe des mitochondries ancestrales qui, de parasites, sont devenues des organites. La reine des abeilles crée un intérêt commun des ouvrières à sa reproduction par le fait qu'il est désavantageux pour les ouvrières de pondre leurs propres œufs.

Les formes de mutualisme sont importantes et très généralisées dans les systèmes biologiques. Certaines de ces formes peuvent exister en dépit de l'absence de pression de sélection des groupes ou des mécanismes permettant de punir les "tricheurs". Les relations de mutualisme, telles que celles qui lient les plantes et les mycorhizes ou les coelentérés et les zooxanthellae, ont considérablement transformé les écosystèmes terrestres et marins. L'utilisation des animaux pour polliniser les fleurs ou disséminer les graines aboutit à une amélioration de la productivité, ainsi qu'à un recyclage rapide et bénéfique des éléments nutritifs des restes de végétaux dans les forêts d'angiospermes, en particulier dans les forêts tropicales. Les figuiers sauvages (*Ficus* spp.) ont abouti à un système de pollinisation extrêmement efficace par une forme de "domestication" des guêpes pollinisatrices, chaque espèce étant propre à une espèce de *Ficus*. Ces figuiers à croissance et enracinement très rapides, qui contribuent à une partie disproportionnée de l'alimentation des animaux de la forêt, sont un reflet du rôle autocatalytique joué par le mutualisme dans l'organisation et dans l'évolution des communautés dans les écosystèmes.

Source : MNHN

Ecologie, t. 26 (3) 1995 : 159-168

LA TYPOLOGIE DES STATIONS FORESTIÈRES DU MASSIF DE FONTAINEBLEAU*

Anne-Marie ROBIN[1] et Philippe DUCHAUFOUR[2]

[1]*Laboratoire de Géodynamique des Milieux Continentaux. Boîte 114, Université P.M. Curie, 4 Place Jussieu, 75230 Paris cedex*
[2] *8 Allée de la Doucerie, 78620 L'Etang la Ville*

SUMMARY
(original scientific paper)

THE TYPOLOGY OF FOREST SITES OF FONTAINEBLEAU FOREST
Despite the sandy characteristic of sediments which form most of the soils of the Fontainebleau forest, differences in the texture can be observed. The presence of a Btß horizon, its thickness, as well as the thickness of the whole soil have a direct impact on the reserve of water of these dry soils. These diagnostic characters of texture and thickness, as well as the presence or the proximity of chalk layers have to be taken in consideration by the forester for his choice of tree species, especially for broadleaf tree... and conifers, for which the distribution must be limited because of the negative effect of humus on pedogenesis.

KEY WORDS : Forest - Forest site - Fontainebleau - Poor sediment. Pedology.

RÉSUMÉ
(travail original)

La caractéristique sableuse des sédiments qui forment presque tous les sols de Fontainebleau n'empêche pas l'existence de nuances dans leur texture. La présence d'un horizon Bt ß, son épaisseur ainsi que celle du sol entier ont une influence directe sur la réserve en eau de ces sols facilement secs. Ces caractères de texture et d'épaisseur, ainsi que la présence ou la plus ou moins grande proximité du calcaire, permettent de guider le sylviculteur pour le choix des essences arborescentes, notamment pour la répartition des feuillus... et des conifères qu'il convient de limiter en raison de l'action néfaste de leur humus sur la pédogenèse.

MOTS CLÉS : Forêt - Station forestière - Fontainebleau - Substrat pauvre - Pédologie.

INTRODUCTION

Le rôle de la forêt dans l'équilibre des écosystèmes à la surface de la terre est essentiel. L'exploitation - normale et nécessaire - de ses ressources revêt un caractère d'importance, car le choix des essences arborescentes peut déterminer le maintien d'une certaine richesse du sol ou aggraver au contraire sa fragilité. L'avenir de la forêt tient donc, pour beaucoup, dans sa gestion. De là vient le souci, depuis les années 1980, de mener des recherches, en particulier sur les stations forestières.

La "**station forestière**" est une "étendue de terrain homogène dans ses conditions écologiques, et d'égale potentialité quant à la production" (RAMEAU 1984).

A Fontainebleau, la diversité topogéologique crée des conditions écologiques très diverses. Il est donc important de bien définir les stations afin de choisir les espèces les mieux adaptées.

C'est ainsi qu'un "*Catalogue des stations forestières de Fontainebleau*" a été réalisé (ROBIN 1993) avec le concours de l'Office National des Forêts ; cet ouvrage présente la très grande multiplicité des stations selon une clef de détermination essentiellement "pédologique". Le présent article en constitue une synthèse et précise le choix des critères de détermination.

* Manuscrit reçu le 17 mai 1995 ; version révisée acceptée pour publication le 27 novembre 1995.
Cette étude a été réalisée pour le compte de l'Office National des Forêts.

Source : MNHN

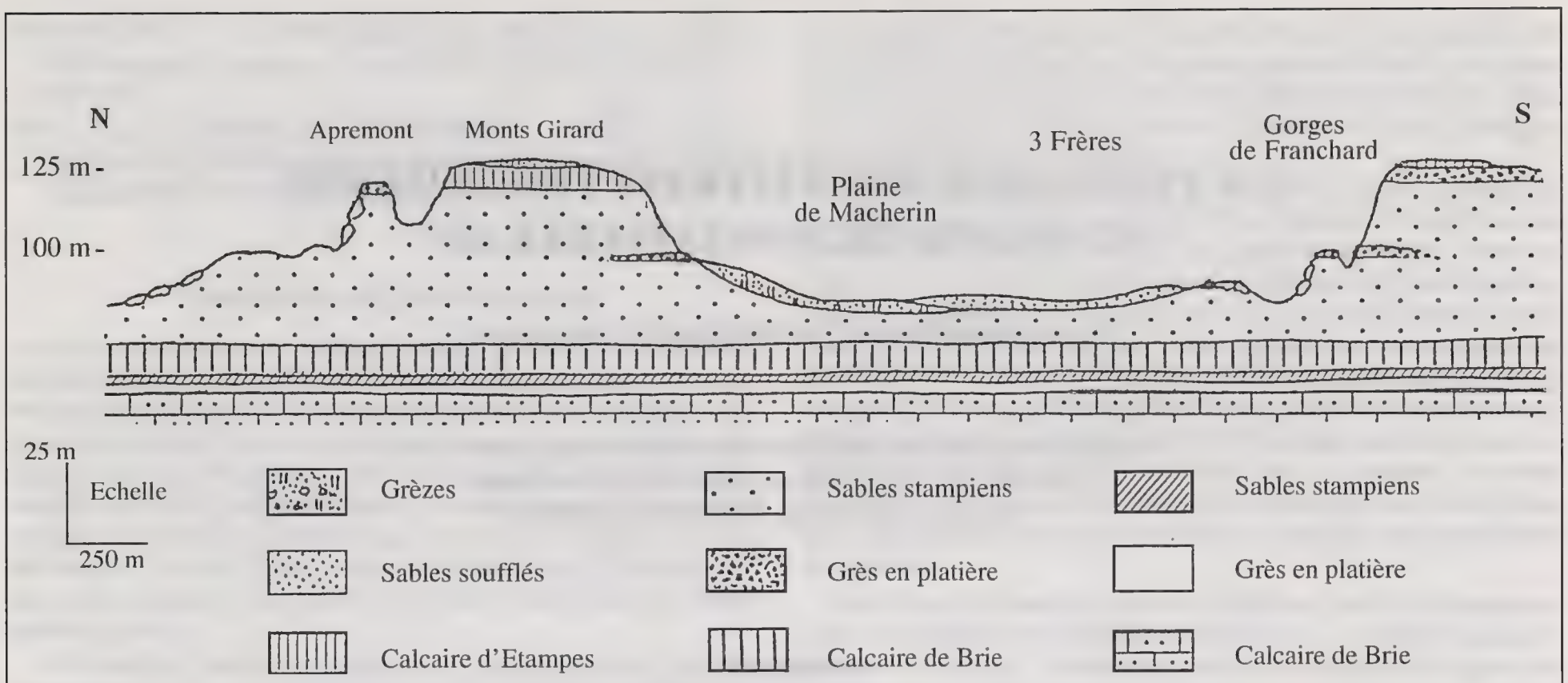


FIG. 1.– Coupe géologique d'un paysage typique à Fontainebleau.
Les sables soufflés recouvrent en réalité tous les plateaux, les plaines et les pentes en grande partie.

Geological section of a typical landscape in Fontainebleau.
Windborne sands cover all the plateau, plains and slopes in great part.

LE MILIEU NATUREL

La géologie et le paysage

Les roches, à l'origine des sols, orientent les potentialités de la forêt : les sables par exemple favorisent l'entraînement des solutions,... le calcaire permet une recharge en ions calcium. La succession sédimentaire des différentes roches a déterminé, avec l'érosion, le paysage d'aujourd'hui, caractérisé essentiellement par (FIG. 1) :

• les "Monts" des plateaux de calcaires d'Etampes, et les "Buttes" de platières de grès, qui dominent souvent vers 130 mètres d'altitude.

• les plaines basées sur les sables stampiens et/ou les calcaires de Brie se trouvent souvent vers 80 ou 90 mètres.

Ces monts, buttes et plaines sont recouverts de "sables soufflés" plus ou moins épais, issus de la reprise éolienne des sables stampiens des pentes, avec ajout de limons et d'argiles provenant de l'altération des calcaires.

• les pentes découpées dans le sable stampien (bien connu pour sa pureté en silice, donc pour sa pauvreté chimique) peuvent être recouvertes d'un soufflage : sableux très local et assez pur, ou enrichi en particules fines comme sur les plateaux et plaines.

• quelques falaises à l'est de la forêt ont été entaillées par la Seine dans le calcaire de Champigny, tandis que des terrasses successives subsistent au Nord.

Le climat et ses effets

Le climat local est plus continental que le climat séquanien moyen (DOIGNON 1948) et présente des extrêmes thermiques plus marqués, avec un hiver relativement rude et tenace, des gelées précoces ou tardives, un été dont les températures peuvent avoir des effets néfastes si la pluviosité (722 mm par an en moyenne) est insuffisante à la bonne saison : le déficit estival couvre généralement deux mois.

Le déficit climatique (ETP - P = 182 mm) permet la comparaison avec la réserve en eau utile (RU) qui varie avec la texture et l'épaisseur du sol.

A la mauvaise saison, l'eau sans utilité pour la végétation permet l'entraînement de solutions et d'éléments, pendant trois à quatre mois.

Les vents (SW et NE) peuvent avoir des effets néfastes (bris, châblis), parfois catastrophiques pour le peuplement et de ce fait pour la gestion forestière.

LA VÉGÉTATION

Les peuplements ligneux, leur répartition et leur opportunité.– La répartition actuelle est liée à la fois aux exigences écologiques des essences arborescentes et aux interventions humaines. Ainsi, les feuillus se trouvent généralement sur sables soufflés, tandis que les conifères (résineux introduits) se localisent le plus souvent sur sables stampiens siliceux et pauvres en cations. Mais le grand pouvoir de dissémination des graines de conifères

Source : MNHN

apporte le risque d'une extension indésirable des résineux sur les sables soufflés relativement riches.

Parmi les FEUILLUS, le **chêne sessile** convient à presque tous les terrains y compris les pseudogleys car il tolère plutôt mieux une hydromorphie modérée que la sécheresse de l'été. Cette espèce mérite d'être favorisée à Fontainebleau. Sa croissance dépend de la station.

Le **chêne pédonculé** ne devrait subsister que sur station mal drainée à gley.

Le **chêne rouge**, introduit, est adapté au climat ; il donne un bois assez intéressant et un feuillage très esthétique ; sur le continent américain il peut montrer une sensibilité à un parasite provoquant le flétrissement et en dehors de cela, il reste intolérant au calcaire et à l'hydromorphie.

Le **chêne pubescent**, de moindre importance pour l'exploitation, est naturellement implanté sur sols secs assez peu épais des bords de plateaux calcaires où il constitue une formation typique à conserver sur le plan du paysage. On peut parfois le trouver sur sable stampien exposé au Sud et particulièrement sec.

Le **hêtre**, espèce sciaphile, apporte ombrage et fraîcheur au sol. Il constitue une espèce d'accompagnement qui semble nécessaire pour le chêne (DOMET 1873, COCHET 1958, JACQUIOT 1983), de même que la présence du chêne évite les difficultés de régénération apparaissant en peuplement pur de hêtre (SILVY LELIGOIS 1949). Cette dernière espèce exige un minimum d'eau, tout en se montrant plus résistante à la sécheresse sur les sols calcaires.

Le **charme** se trouve habituellement sur matériau argileux et sa présence toujours bénéfique (litière à humus mull) devrait pousser à le conserver lorsqu'il existe et même à l'implanter lorsque c'est possible.

Le **châtaignier**, acidiphile, devrait trouver place à Fontainebleau, malgré les risques d'encre et de roulure - mais de préférence en situation abritée du vent et du froid. Par sa litière améliorante, il freine la podzolisation.

Le **bouleau** se trouve sur place pratiquement depuis le Préboréal et contribue au caractère si apprécié des paysages de Fontainebleau. Le bouleau verruqueux se trouve sur sols secs et acides à moder-mor, et le bouleau pubescent sur sols hydromorphes à hydromoder.

Le **frêne** qui aime les sols riches en bases et souvent frais, pourrait valoriser certains sols argileux proches de la Seine.

Parmi les CONIFERES, le **pin sylvestre**, frugal, a facilement pris une grande extension. Mais sa croissance est gênée par le pH élevé des plaines de grèzes ; par ailleurs, son influence podzolisante (donc appauvrissante pour le sol et pour l'avenir de la forêt) le rend peu souhaitable sur sables soufflés. Sa silhouette particulièrement esthétique justifie cependant sa présence sur sables stampiens pauvres.

Le **pin laricio** est sensible aux grands froids au stade juvénile. Et bien qu'il soit moins nocif que le pin sylvestre pour le sol, son introduction proposée sur quelques sols de texture sableuse devrait être accompagnée de plantes fixatrices d'azote (aulne blanc pour le laricio de Corse sur sol acide, aulne de Corse pour le laricio de Calabre sur sol calcaire). Par ailleurs, le pin laricio tolère peu l'hydromorphie, surtout en milieu acide.

Le **pin maritime**, très sensible aux grands froids, peut être un témoin acidiphile à protéger des vents froids.

Le **douglas** pourrait être intéressant sur les sols filtrants de la partie peu productive de la terrasse Fw et de la terrasse Fx, si sa sensibilité aux gelées tardives et au vent ainsi que son minimum nécessaire de 700 mm d'eau de pluie sont pris en considération pour son lieu d'implantation.

A ce sujet, il convient de rappeler l'importance de la provenance des espèces introduites (RAMEAU 1985), particulièrement à Fontainebleau (JACQUIOT 1983).

Par ailleurs, dans ce massif aux sols chimiquement très pauvres, **la croissance des arbres pourrait être nettement améliorée par un accompagnement d'essences fixatrices d'azote** (MOIROUD 1991). Les espèces arbustives comme les aulnes semblent plus efficaces que les espèces herbacées ; l'aulne blanc supporte l'acidité, l'aulne de Corse tolère le calcaire, et l'aulne glutineux convient en milieu hydromorphe.

La végétation arbustive et herbacée et les limites de son rôle indicateur.– Expression du substrat, la végétation en traduit souvent les conditions écologiques, toujours régies par deux facteurs principaux (DUCHAUFOUR 1986-89) :

- **sécheresse - humidité** (xéro-méso-hygrophile)
- **acidité et niveau trophique pH** (acidiphile à calcicole en passant par neutro (nitro)phile).

Les espèces assemblées forment des groupements végétaux répertoriés précisément (BOURNÉRIAS 1979). Ceux-ci sont évoqués dans le Catalogue, qui reprend par ailleurs le classement des espèces en fonction de leur caractère indicateur signalé dans la flore forestière française de RAMEAU *et al.* (1989).

Fontainebleau est réputé pour sa richesse botanique. Il est vrai que le massif présente une grande variété d'espèces liée à un assez grand nombre d'associations. Toutefois le cortège de celles-ci est parfois assez réduit. Dans ces conditions, il peut être difficile de déterminer l'association végétale ou le groupe écologique.

On peut retenir le rôle particulièrement indicateur du très fréquent trio arbustif de l'aubépine monogyne, du troène et du prunellier, qui révèle toujours parfaitement la proximité du calcaire. C'est ainsi qu'en bordure de plateau et dans le haut des pentes cette fruticée calcicole, accompagnée parfois de viorne lantane et de cornouiller sanguin, peut fortement contraster avec une végétation acidiphile de callune, l'ensemble formant une véritable

Source : MNHN

mosaïque. La végétation permet alors de déceler ces variations très locales des sols dues à la présence ou à l'absence de poches de matériau d'altération du calcaire d'Etampes (dévalé à l'état plus ou moins gelé en condition périglaciaire).

Deux espèces particulièrement fréquentes peuvent être caractéristiques de milieux extrêmes : la germandrée, calcicole mésoxérophile, peut être également acidiphile sur moder, et le mélampyre plutôt acidiphile sur moder est parfois calcicole : c'est le caractère de sécheresse du sol qui en est responsable.

D'une manière générale, la végétation de la strate herbacée est liée aux conditions trophiques des premiers décimètres de sol, tandis que la strate arborescente, dont l'épanouissement racinaire peut être très important, répond aux conditions profondes.

En conclusion, la très grande majorité de la surface de la forêt de Fontainebleau étant composée de sols très acides sur sables soufflés, sur lesquels la flore herbacée est très rare et homogène, la typologie est basée sur l'étude des sols. Il n'en reste pas moins que sur une surface restreinte de la forêt, où les matériaux sont riches en calcium, la végétation herbacée et arbustive donne des renseignements très utilisables.

En raison de la liaison qui existe entre la litière des essences arborescentes et le type d'humus, il est important de ne pas risquer de méconnaître les potentialités réelles de stations dont l'humus acide (mor) pourrait être seulement dû à une litière de conifères.

LES SOLS

La pédogénèse dans le temps et l'espace.– Issus d'une pédogenèse sur matériau sédimentaire, les sols dépendent essentiellement de la roche superficielle : sables (presque omniprésents), calcaires (au bord des plateaux ou en fond de profil), argiles ou marnes (rares) - et éventuellement de la roche sous-jacente.

Si le drainage se fait aujourd'hui sur un peu plus de trois mois, il a évidemment été beaucoup plus important dans les périodes anciennes plus arrosées. C'est ainsi que l'altération des calcaires et les migrations dans les sables ont pu s'effectuer activement, déterminant des types de sols relativement variés malgré la nature presque toujours sableuse du substrat. La plus ou moins grande importance de la charge en fines et celle de l'épaisseur entrent en jeu, ainsi que le remaniement lors des conditions climatiques sévères et variables du passé (ROBIN 1974).

Les sédiments minces, carbonatés, d'origine hydroéolienne et les faibles épaisseurs de sables soufflés sur calcaire portent des sols calcimagnésiques : rendzines, sols bruns calcaires et calciques - ou de rares sols bruns. Dans les trois premiers cas, souvent répartis au bord des plateaux, l'abondance d'ions calcium pemet une structure grumeleuse bénéfique. Le pH des sols bruns, plus bas (≈ 5,5) marque les conditions optimales.

Lorsque l'épaisseur de sables soufflés (qui sont non carbonatés) augmente à la surface des plateaux ou des plaines, l'entraînement des argiles et du fer a donné des sols lessivés dont l'horizon Bt d'accumulation surmonte un horizon dit "ß" d'argiles de décarbonatation contre le niveau calcaire.

Dès que cette épaisseur de sol lessivé est forte, l'appauvrissement de la surface, qui s'effectue sur une marge plus épaisse, s'accentue ; et l'acidification, freinant le processus de lessivage, déclenche la podzolisation. Si la végétation est restée feuillue, l'horizon Bh d'accumulation organique reste meuble et de coloration peu accentuée. Si par contre une phase de conifères et de callune a existé, le Bh est noir et induré et constitue une gêne pour les racines ; les inconvénients de ce type de podzol à alios humoferrugineux rejoignent ceux des podzols à alios humique des sables stampiens, particulièrement peu intéressants pour la sylviculture (ROBIN 1981-83-84-90).

La méthode d'étude.– La grande variabilité des dépôts éoliens et hydroéoliens du Quaternaire a donné, sur les formes sédimentaires précédemment érodées et elles-mêmes très variées, une diversité particulièrement grande de substrat. Nous avons cependant pu limiter à 80 le nombre de types de stations différentes, eux-mêmes issus de 7 unités géomorphologiques qui servent de base à la présentation du catalogue comme de cet article. Ces unités géomorphologiques offraient dès le départ le cadre le plus logique pour la prospection de terrain. Celle-ci fut réalisée selon la méthode des transects, par 450 sondages pédologiques, accompagnés chacun d'un relevé botanique et d'observations sur le peuplement arborescent (hauteur et diamètre des arbres les plus beaux). Les stations, choisies comme typiques après examen raisonné des données, ont été étudiées sur fosse pédologique, puis analyses physiques et chimiques du sol.

Pour assurer une reconnaissance plus aisée des stations, le catalogue présente des photographies en couleur à côté des profils schématiques et descriptions habituelles. Les relevés botaniques et les analyses pédologiques sont suivies d'un commentaire précisant les caractéristiques de la station et sa vocation.

Les caractères diagnostiques qui déterminent la "réponse de la forêt" sont les suivants :

• l'**effervescence** et son niveau d'apparition qui permettent de reconnaître la richesse en ions calcium et la recharge possible par le cycle biogéochimique.

• la **texture** qui renseigne sur la charge des sables soufflés en argiles et limons, sources de richesse en cations variés (ferromagnésiens) et de retenue d'eau.

Source : MNHN

L'horizon Btß sabloargileux situé à la base des sables soufflés a ainsi un rôle très important (ROBIN 1975) comme réserve d'eau et de cations basiques.

• l'**épaisseur de sol** (colonisé par les racines) qui influe sur les performances des arbres par l'importance de la masse de sédiment prospectable et exploitable par les racines ; *a fortiori* au niveau d'horizons un peu riches comme le Btß dont l'épaisseur, voire le redoublement, jouent un grand rôle.

Ces deux derniers critères jouent un rôle essentiel sur la croissance des arbres, notamment en contrôlant la réserve en eau utile (RU) :

TABLEAU I.– Liaison de l'épaisseur de sol et de la texture pour la détermination de la RU.

Relation between the thickness of soil and texture for the RU determination.

Épaisseur de sol **Teneur en Arg + Lim**	**< 1 m**	**1 à 2 m**	**> 2 m**
< 5 %	Très faible	Faible	Moyenne
5 à 15 %	Faible	Moyenne	Forte
15 à 30 %	Moyenne	Forte	Très forte

Nous basant sur les essais de quantification proposés par BELGRAND & DUCHAUFOUR (1980), nous avons donné -pour chaque station- une évaluation de la RU, qui reste, certes, une approximation, mais qui permet une comparaison avec le déficit climatique estival (ETP - P = 182 mm) pour en mieux cerner la compensation.

Les performances des arbres sont incontestablement liées à la réserve en eau, comme l'indique la figure 2.

Un classement approximatif de la réserve utile RU peut s'exprimer ainsi :

tf (très faible)	= 70 à 100 mm
f (faible)	= 100 à 150 mm
m (moyenne)	= 150 à 200 mm
F (forte)	= 200 à 250 mm
tF (très forte)	= 250 à 300 mm

• le **type d'humus** qui est lié en grande partie à la nature de la litière dont la vitesse de décomposition diminue dans le sens mull - moder - mor : ainsi, le mull issu de litières améliorantes (riches en azote) a un cycle (turn over) rapide, la matière organique est bien incorporée à la matière minérale ; à l'opposé le mor issu d'essences acidifiantes forme un épais feutrage dû au manque d'activité de la faune… peu suscitée en raison de la pauvreté en azote de la litière. Les moder acides sont fréquents sur tous les sols sableux, même lorsque la réserve en calcium est accessible aux racines avec recharge par le cycle biogéochimique.

Par son pH et sa relative richesse en nutriments, l'humus peut avoir un rôle important au niveau des régénérations. Il est donc à considérer comme caractère diagnostique, avec prudence cependant, dans la mesure où un mor dû à un peuplement de conifères peut cacher les potentialités d'une station relativement bonne.

• La présence de taches et/ou de concrétions rouilles ou noires, ainsi que la coloration gris-bleuté-verdâtre de certains horizons permettent de reconnaître les stations hydromorphes. Au nord de la forêt, les sols, plus chargés en limons et argiles, sont souvent des pseudogleys (nappe perchée temporaire) où la toxicité du fer ferreux s'ajoute à celle de l'ion aluminium. Les gleys (nappe permanente) sont plus rares.

Ces différents caractères sont à la base de la clef de détermination des stations, qui est donc pédologique, en raison du rôle indicateur limité de la végétation.

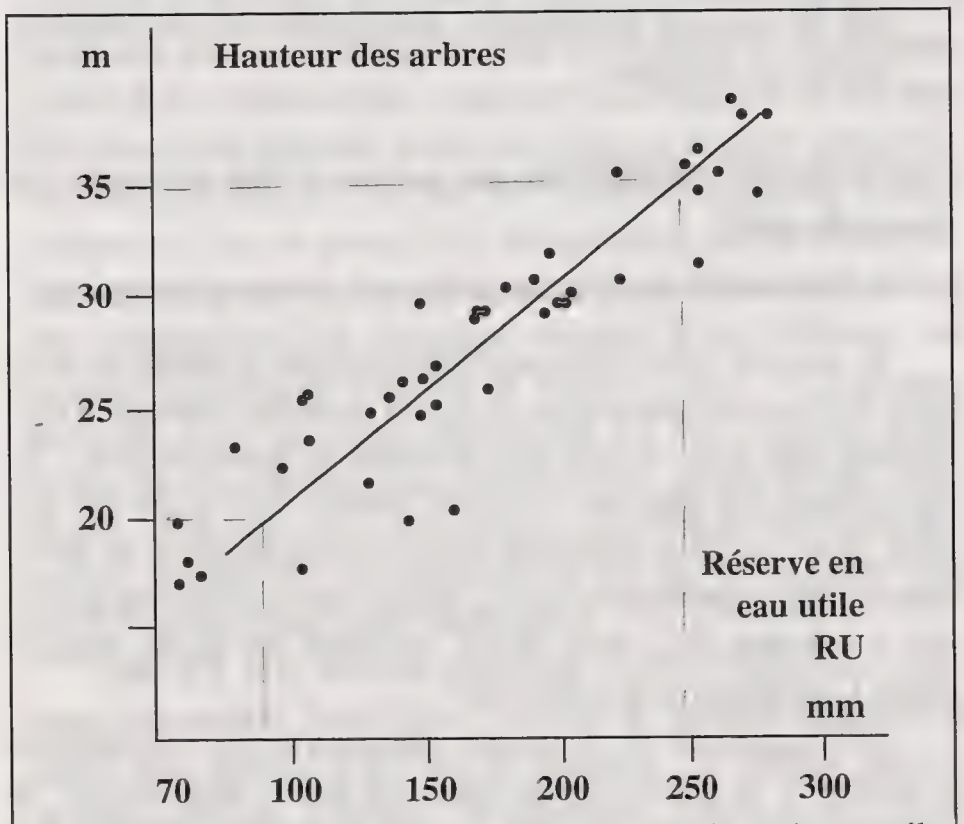


FIG. 2.– Liaison de la performance des arbres et de la réserve utile.
Relation between trees performance and useful reserve.

LES STATIONS

Les stations les plus représentées concernent "les sables soufflés" qui sont issus des sables stampiens et sont "enrichis en argiles ferromagnésiennes" (impuretés des calcaires altérés). Plus ou moins épais, ces dépôts soufflés déterminent des types de sols et de stations parfaitement semblables sur les plateaux, sur certaines pentes et dans les plaines - avec quelques exceptions cependant dues à la situation topographique et géologique.

DÉPÔTS MINCES OU PEU ÉPAIS DE SABLES SOUFFLES

- **sur le calcaire d'Etampes des plateaux**
- **sur son matériau d'altération dévalé en poches sur les pentes stampiennes**
- **sur le calcaire de Brie des plaines**

= *SOLS CALCIMAGÉSIQUES ET SOLS BRUNS*

Source : MNHN

Les sols totalement effervescents, très secs et très minces (rendzines sableuses) correspondent à des pelouses riches en espèces herbacées, d'un faible intérêt sylvicole mais d'une "biodiversité" remarquable, à maintenir en réserve jusque dans la zone à chêne pubescent.

Les sols à effervescence apparaissant entre 0 et 30 cm sont des rendzines, des sols bruns calcaires et bruns calciques, selon la texture et l'épaisseur de sol (< 45 cm ou comprise entre 45 et 65 cm). La RU (réserve en eau utile) est généralement inférieure à 100 mm.

Les sols sans effervescence au dessus du matériau d'altération du calcaire sont des sols bruns mésotrophes, oligotrophes ou bruns lessivés (pouvant avoir jusqu'à 75 cm d'épaisseur). Lorsque le sable est argileux, la RU peut atteindre 170 mm.

Les essences adaptées à ces dépôts minces ou peu épais de sables soufflés sont principalement le hêtre et le chêne sessile. La priorité doit être donnée au chêne sessile lorsque le sol, sec avec une réserve en eau < 100 mm, n'est pas carbonaté sur 50 cm. Le charme devrait être conservé en accompagnement lorsqu'il est déjà présent sur sol plus frais ; et il ne peut être ajouté qu'avec bénéfice.

Dans les rares cas où le sol est "argileux", suffisamment épais sans trop de calcaire, et où la réserve en eau est suffisante (≈ 180 mm), l'essai de fruitiers comme des merisiers pourrait être tenté.

Sur les stations "sableuses en mosaïque" qui se trouvent souvent en limite des plateaux, un mélange de chêne sessile, chêne pubescent, cèdre ou pin laricio devrait se distribuer en fonction de la proximité du calcaire, ou de son absence éventuellement liée à une platière de grès. Mais le cèdre comme le pin laricio ne peuvent être envisagés qu'avec accompagnement d'aulne de Corse permettant une recharge en azote. Le risque des effets des coups de vent est aussi à considérer.

DÉPÔTS PLUS OU MOINS ÉPAIS DE SABLES SOUFFLES PLUS OU MOINS LIMONEUX

– Sur les mêmes formations que précédemment

= *SOLS LESSIVÉS ACIDES* **sur sables limoneux** | *et PODZOLISATION surimposée aux sols lessivés* **sur sables**

Ces stations recouvrent la plus grande partie de la forêt.

L'humus, allant du mull oligotrophe au moder et au dysmoder, témoigne de l'acidification de surface (souvent préjudiciable aux semis) sans rapport avec la recharge en cations variés souvent importante à la base du profil, en particulier lorsque l'horizon Btß profond présente des redoublements.

• Le chêne sessile est l'essence de choix, à tout point de vue : il peut dominer largement.

• La présence du hêtre en mélange ou en sous-étage reste le plus souvent souhaitable, ainsi que celle d'espèces améliorantes, telles que le charme parfois présent ; il faut toutefois que la RU soit suffisante.

• L'introduction de chêne rouge peut être tentée sur certains sols podzolisés peu riches en fines, mais elle ne devrait être que très limitée à cause de son étiquette d'exotique et de sa sensibilité possible au parasite du flétrissement.

• Toutes les stations "sableuses" doivent être améliorées par un accompagnement d'aulne blanc, au moins pendant les régénérations.

Les pentes.– Géologiquement formées de sables stampiens (siliceux, pauvres en cations), les pentes peuvent être recouvertes d'épaisseurs notables de sables soufflés, comme les plateaux et les plaines. De la même manière leur texture et leur épaisseur sont déterminantes, et le cas est effectivement semblable si des lentilles ou des poches de "matériau d'altération du calcaire des plateaux" ont glissé sur le Stampien avant le soufflage. Si par contre aucun dévalement de cette sorte n'existe, laissant alors sables soufflés directement sur sables stampiens… c'est le châtaignier qui serait le mieux adapté, en situation abritée du moins.

Les plaines.– Elles présentent deux cas extrêmes qui sont différents des plateaux :

1.) les stations à sols minces des zones de grèzes sont particulièrement ingrates par leur sécheresse et elles sont difficiles à reboiser ; elles peuvent être en grande partie mises en réserve biologique ; sinon il existe une possibilité d'accéder à une "ambiance forestière" par l'implantation du cèdre de l'Atlas ou du pin de laricio de Calabre, ceci toujours avec l'ajout d'aulne de Corse lorsque le calcaire est à moins de un mètre.

2.) Quelques stations très rares dont l'alimentation en eau est géologiquement privilégiée (nappe de Brie à portée de racines profondes) pourraient éventuellement porter du douglas.

LES SABLES STAMPIENS des pentes et des paysages de chaos de grès

= *PODZOLS à ALIOS HUMIQUE, parfois humoferrugineux*

Si aucune couverture soufflée enrichie n'existe en surface, la pauvreté en argiles et fer du matériau stampien détermine une forte acidité qui favorise la podzolisation : le sol sableux est très sec, avec un humus mor et un Bh induré, donc un alios humique (humo-ferrugineux si un enrichissement superficiel existe). Toutes ces caractéristiques : pH 3,5, faible RU, alios durci, pauvreté en bases, empêchent l'installation des feuillus.

L'originalité et la rareté des paysages stampiens s'allient à la pauvreté de leur sol pour déterminer la conservation du "paysage" comme objectif essentiel. La callune est presque omniprésente.

Source : MNHN

En l'absence de platière ou de chaos, la masse de sable profond peut porter des pins sylvestres pour le paysage, des laricios pour l'exploitation, qui seront tous améliorés par la présence de l'aulne blanc.

TERRASSE SUPÉRIEURE Fv DU Nord-Nord-Est

Sables plus ou moins épais sur argiles de la formation de Brie ou sur marnes vertes ou blanches.
Nappe perchée superposée à une nappe permanente plus ou moins profonde.
= *PSEUDOGLEY - GLEY*

Les sables limoneux ont souvent une podzolisation surimposée au sol lessivé, ce dernier étant parfois à pseudogley, et éventuellement sur gley profond.

Les sols sur sables argileux peuvent être de type gley ou sol brun, selon une séquence liée à la profondeur croissante de la nappe. Le peuplement se modifie de façon concomitante : le chêne sessile est l'essence objectif sur les sables limoneux de la terrasse Fv… tant que les argiles de la formation de Brie, et les marnes, ne sont pas trop proches de la surface… et dès qu'elles sont proches, le chêne pédonculé devrait le remplacer (avec un accompagnement d'aulne glutineux).

TERRASSE SUPÉRIEURE "Fv" DU Nord-Nord-Ouest

Sables limoneux plus ou moins chargés en cailloux :
– reposant toujours sur paléosol rubéfié sabloargileux et argileux
– retenant une nappe perchée temporaire
= *SOLS LESSIVÉS ACIDES À PSEUDOGLEY.*

L'ensemble de la terrasse Fv du NNW correspond à des sols bruns lessivés, lessivés acides… et podzoliques à améliorer avec des aulnes blancs ou de Corse selon la pauvreté ou la richesse du sol. Le chêne sessile est l'essence à favoriser avec accompagnement de charme et de châtaignier. Les stations de cette terrasse sont trop hydromorphes pour pouvoir porter du hêtre, et d'autre part, l'assèchement du sol en été ne convient pas au chêne pédonculé. Sur la pente forte descendant vers la Seine, les sols acides à galets sur sables stampiens pourraient porter des châtaigniers en situation abritée, et les stations sur marnes pourraient donner de beaux frênes et quelques fruitiers, avec du chêne pédonculé. Un cas extrême assez bien réparti, quoiqu'irrégulièrement, présente un poudingue rocheux avec abondantes concrétions ferromanganiques sur 40 cm, et ceci vers 50 cm de profondeur à la base d'un sol brun acide marmorisé.

Une RU très limitée par cette croûte, l'obstacle physique lui-même, ainsi que l'acidité de surface limitent la taille des arbres à 15 ou 20 mètres. Le chêne sessile accompagné de charme, de quelques châtaigniers et de l'aulne blanc semblent les meilleures espèces pour cette zone où des fossés de drainage peu profonds seraient très opportuns tous les 30 mètres.

TERRASSES MOYENNES Fw, Fx

Sables caillouteux, épais, très filtrants donc secs
= *SOLS LESSIVÉS ACIDES - souvent PODZOLISÉS en surface - à très faible RU.*

Sur ce type de station, c'est le chêne sessile qui devrait être favorisé avec accompagnement de hêtre et de charme dans certains cas, charme et châtaignier dans d'autres cas. Le chêne pédonculé n'a pas lieu de se trouver sur ces sols secs. Le charme doit être maintenu là où il existe ; c'est sans doute son traitement en taillis qui explique sa présence surprenante sur des sols secs et acides. L'ajout d'aulne, blanc ou de Corse selon les cas, améliorerait tous ces sols.

BASSE TERRASSE Fy. Alluvions récentes le long de la Seine
= *SOLS BRUNS CALCAIRES ou RENDZINES COLLUVIALES*
Remontée capillaire de la nappe de la Seine sols frais.

La végétation - hygroneutrophile - est un parfait indicateur de cette station, révélant ici des sols riches et bien pourvus en eau. Ici, c'est le chêne pédonculé qui convient, avec le frêne, l'érable sycomore, et parfois le merisier.

MARNES STAMPIENNES à couverture sableuse

– Argiles et sables argileux gleyifiés de la base de la formation de Brie.
– Nappe temporaire sur nappe permanente, alentours de la Mare aux Evées.
= *SOLS LESSIVÉS glossiques (à pseudogley et) à GLEY.*

La végétation est ici aussi très révélatrice avec la molinie sur les sables relativement épais, et les joncs sur les bords de fossés des sables peu épais : la présence de molinie indique l'alternance de phases d'asphyxie et de dessiccation du sol.

Le choix entre le chêne sessile et le chêne pédonculé dépend de la profondeur d'apparition de la nappe (temporaire surmontant la permanente). Ainsi le chêne sessile est à préférer lorsque la saison d'été permet un assèchement du sol sur une certaine profondeur (horizon oxydé Go du gley > 1,10 m) - l'accompagnement du hêtre se faisant alors sur les stations topographiquement les plus élevées ; tandis que le chêne pédonculé est à choisir dès que les conditions asphyxiantes sont plus proches de la surface (Go du gley vers 80 cm) et qu'une certaine permanence d'alimentation en eau existe.

La descente de cime de plusieurs espèces arborescentes de cette zone tient aux effets cumulés du drainage récemment renforcé et de la succession d'années sèches ; le changement a été trop brusquement important.

La zone en couronne étoilée de fossés autour de la Mare aux Evées pourrait gagner avec une implantation

Source : MNHN

(modérée) de certaines espèces de mélèze introduites qui se montrent, là, plus robustes que les autres espèces ; c'est cependant, comme tout conifère, une espèce à prévoir en mélange : ici, principalement avec le chêne pédonculé, le grisard, le tremble, le bouleau pubescent et les saules, sans oublier des aulnes glutineux.

CONCLUSION

La forêt de Fontainebleau, deuxième forêt domaniale de France, présente une très grande variété stationnelle (comme la carte pédologique au 1/1000ème de la Tillaie l'exprimait déjà : BOUCHON *et al.* 1973). Les peuplements se répartissent (DUCHAUFOUR 1989) à Fontainebleau comme l'indique le tableau II.

Si l'aspect et la composition du peuplement peuvent donner certaines indications sur les propriétés du sol, en revanche la strate herbacée ne permet qu'une approche approximative qui reste très générale, sauf dans quelques cas précis, comme les milieux hydromorphes, les milieux xéromorphes, et surtout la limite sols acides/sols calcaires très utile à tracer pour la cartographie.

Mises à part ces situations qui sont extrêmes ou contrastées, l'absence fréquente de toute strate herbacée empêche donc l'enregistrement nécessaire des variations de potentialités. La détermination des stations est donc bien ancrée sur le substrat de croissance des arbres, et la clef est pédologique : parmi les cinq caractères diagnostiques retenus, la présence et le niveau d'apparition du calcaire actif, la texture, et l'épaisseur des sédiments sont presque toujours employés car ils permettent d'identifier les différentes stations des plateaux, de certaines pentes, et des plaines.

On doit souligner l'existence d'une transition brutale des sols calcimagnésiques (fréquents en bordure de plateaux ou sur grèzes des plaines) aux sols lessivés et podzoliques (sur sables plus épais). Le stade de brunification est donc très peu représenté dans l'espace, et son caractère fugace (passage rapide de la décarbonatation au lessivage) souligne la fragilité du substrat de Fontainebleau. Le cycle biogéochimique des bases, malgré son efficacité, n'empêche pas l'acidification rapide, consécutive à la décalcification du sol. Le fait, déjà signalé ailleurs à propos de l'influence des conifères, avait fait dire à BONNEAU *et al.* (1979) : "la baisse du capital total de réserve minérale passera inaperçue". La figure 3 situe la dynamique de cette évolution sur les plateaux.

La simple action du vent a permis le transport des impuretés du calcaire altéré qui, mélangées aux sables stam-

TABLEAU II.– Répartition des peuplements dans la forêt de Fontainebleau.

Repartition of forest types in the forest of Fontainebleau.

<table>
<tr><td rowspan="6">SOLS
NAT^T
DRAINÉS</td><td>↓ EAU pH→</td><td>BASIQUE (pH 7 à 8)</td><td>→ ACIDE →</td><td>TRÈS ACIDE</td></tr>
<tr><td>Humus</td><td>Mull carb. ou eutrophe</td><td>Mull méso Mulloligo/Moder</td><td>Dysmoder/Mor</td></tr>
<tr><td>Sécheresse
RU < 90 mm</td><td>Pelouse Fruticée
Chênaie pubescente</td><td colspan="2">Bouleau verruqueux + Lande</td><td>Lande Ericacées</td></tr>
<tr><td>Caract. méso.
RU 90 à 180</td><td>Hêtraie calcicole
+ érable champêtre</td><td rowspan="2">Chênaie sessiliflore
et charme
Chênaie sess. + hêtre</td><td>Chênaie dégradée
+ bouleau verruqueux</td></tr>
<tr><td>Fraîcheur
RU > 180 mm</td><td>Chênaie péd. sess.
charmaie
+ érable sycomore</td><td>Chênaie péd. + sess.
hêtraie
Bouleau pub. + verr.</td></tr>
<tr><td>Humidité
RU > 300 mm</td><td colspan="2">Chênaie péd. - frênaie
et charme</td><td>Chênaie pédonculée
à tremble Bouleau pub.</td></tr>
<tr><td rowspan="4">SOLS
±
ENGORGÉS</td><td></td><td>HYDROMULL</td><td colspan="2">HYDROMODER - HYDROMOR</td></tr>
<tr><td>Alternance
engorgt/séch.</td><td>Chênaie pédonculée
à charme</td><td colspan="2">Bétulaie pubescente
molinie - bourdaine</td></tr>
<tr><td>Nappe proche</td><td>Aulnaie - frênaie</td><td colspan="2">Saules - aulnes</td></tr>
<tr><td>Asphyxie
nappe très proche</td><td>Phragmitaie
grand carex et jonc</td><td colspan="2">Tourbe acide à sphaigne
et jonc</td></tr>
</table>

Source : MNHN

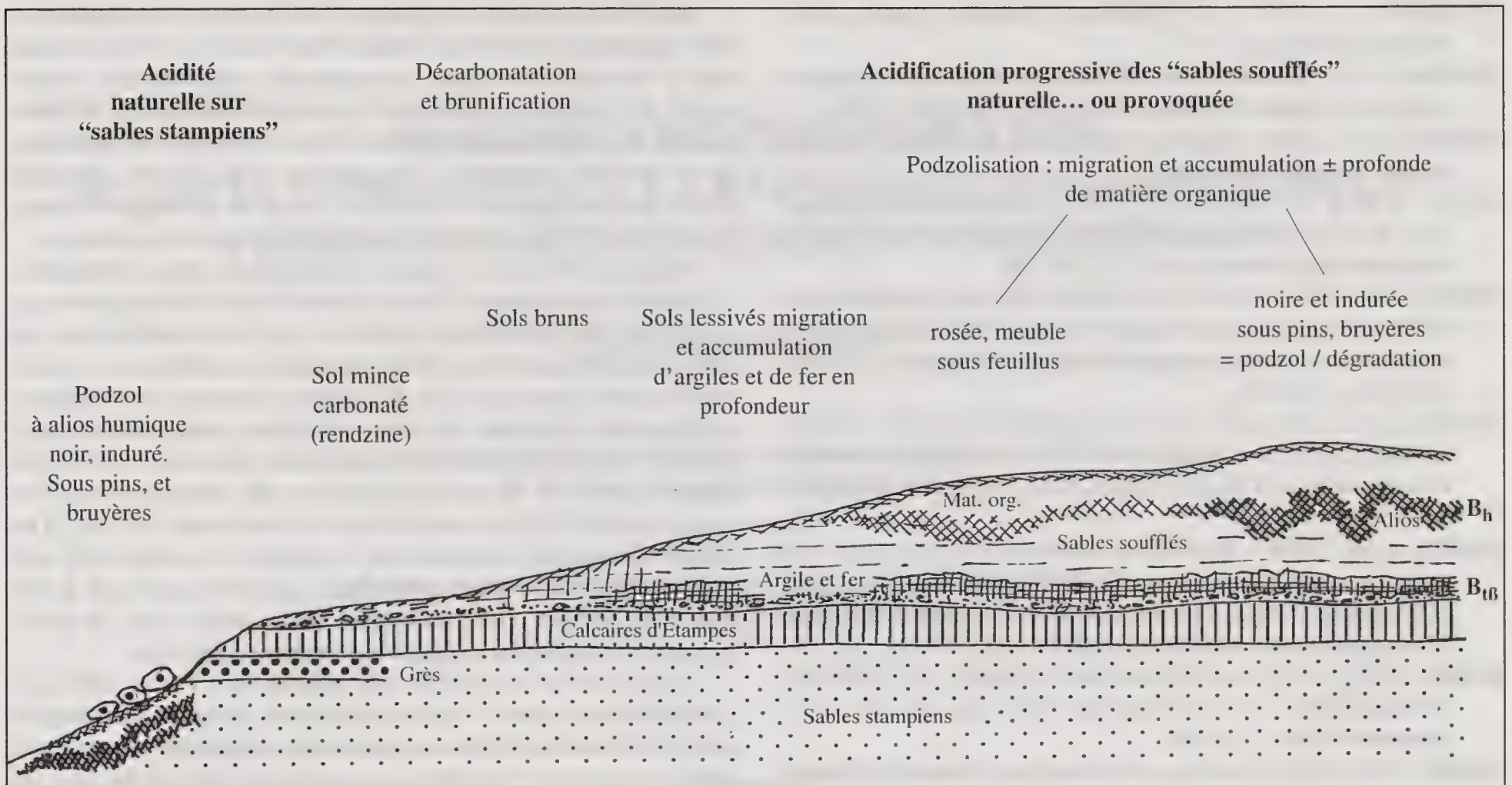


FIG. 3.– Relations entre la pédogenèse et les formations géologiques de la forêt de Fontainebleau.
Relation between pedogenesis and geological formations of Fontainebleau forest.

piens quartzeux, leur a conféré une certaine richesse minérale : ce mélange représente la plus grande partie de la couverture pédologique soufflée de Fontainebleau. Aussi est-il du plus grand intérêt de maintenir cette richesse déjà limitée du substrat, laquelle oppose ces sables soufflés aux sables stampiens extrêmement pauvres.

La forêt de Fontainebleau présente ainsi l'avantage de pouvoir fournir de beaux peuplements sur les sables soufflés, et de très jolis paysages sur sables stampiens.

Une chance à reconnaître et à sauvegarder. Aussi convient-il de formuler un certain nombre de recommandations valables pour l'ensemble du massif :

- **le mélange d'essences feuillues variées**,
- **l'accompagnement par des espèces fixatrices d'azote**, dans bien des cas et en particulier pour tout peuplement de conifères,
- **l'accompagnement par des feuillus**, en plus des espèces fixatrices d'azote, pour tout peuplement de conifères,
- **la maîtrise des conifères**, pour éviter leur trop grande extension.

REMERCIEMENTS

Cette étude a été réalisée avec le soutien et pour le compte de l'Office National des Forêts.

BIBLIOGRAPHIE

BELGRAND, M. & DUCHAUFOUR Ph., 1980.– *CR. Acad. Agric. de France,* 12 : 1069-1078. et 1981 : 1146-1156.

BONNEAU M., BRETHES A., LELONG F., LEVY G., NYS C., & SOUCHIER B., 1979.– Effets de boisements résineux purs sur l'évolution de la fertilité du sol. *Rev. For. Fr.,* 30 : 1-3.

BOUCHON J., FAILLE A., LEMEE G., ROBIN A. M., &SCHMITT, A., 1973.– *Cartes et notice des sols, du peuplement forestier et des groupements végétaux de la réserve biologique de la Tillaie*. 3 cartes : 12 pages.

BOURNERIAS, M., 1979.– *Guide des groupements végétaux de la région parisienne.* Soc. d'édition Ens. Sup. CDU : 509 p.

COCHET, J., 1958.– Contribution à l'étude d'une sylviculture du chêne de qualité. *Rev. For. Fr.,* 5 : 313-326.

DOIGNON P., 1948.– Le mésoclimat forestier de Fontainebleau. *Centre régional de recherches naturalistes* : 19-142

DOMET P., 1873 réédité en 1979.– Histoire de la Forêt de Fontainebleau. Laffite Reprints Marseille.

DUCHAUFOUR, Ph., 1986.– La typologie des stations forestières : utilisation des données de la pédologie. *CR. Acad. Agric Fr.,* 72 : 883-891.

DUCHAUFOUR, Ph., 1989a.– Pédologie et groupes écologiques. I. Rôle du type d'humus et du pH. *Bull. Ecol.*, 20, 1, p. 1-6.

DUCHAUFOUR, Ph., 1989b.– Pédologie et groupes écologiques. II. Rôle des facteurs physiques : aération et nutrition en eau. *Bull. Ecol.*, 20 : 99-107.

DUCHAUFOUR, Ph.., 1989.– Rôle des facteurs biochimiques et chimiques du sol dans la nutrition des espèces forestières. *C.R. Acad. Agric. Fr.,* 75 : 3-10.

JACQUIOT, C., 1983.– *Ecologie appliquée à la sylviculture.* Gauthier-Vilars, Bordas : 184 p.

Source : MNHN

MOIROUD, A., 1991.– La symbiose fixatrice d'azote. *Bull. Vulgaris. forest. idf.*, 75 : 3.

RAMEAU, J.-C., MANSION D., DUME G., 1989.– *Flore forestière française, 1. plaines et collines.* Inst. Dév. For. Paris, 1783p.

RAMEAU, J.-C., 1984.– *Typologie des stations forestières.* Concepts et méthodes. ENGREF, 64p..

ROBIN, A.M. & DE CONINCK F., 1975.– Interprétation génétique d'un horizon pédologique profond ferroargillique en forêt de Fontainebleau. *Science du Sol,* 3 : 213-228.

ROBIN, A.M., 1981.– Genèse et évolution des sols podzolisés sur affleurements sableux du Bassin Parisien. I Rôle du matériau II. Analyse des complexes organo-minéraux. Science du Sol, 4 : 315-329 et 331-345.

ROBIN, A.M., GUILLET, B. & DUCHAUFOUR Ph., 1983.– Ecologie des podzols du Bassin Parisien : exemples en forêts de Fontainebleau et Villers-Cotterets. *Revue Forestière Française,* 35 : 35-46.

ROBIN, A.M., 1984.– Rôle de la pureté des sables ou de leur recharge en éléments fins altérables dans la pédogenèse podzolisante. Niveau d'intervention de la végétation. Ouverture sur les applications forestières. *Bull. Inf. Géol. B Paris,* 21.

ROBIN, A.M., 1990.– Les sols sur sables soufflés de la forêt de Fontainebleau... et leur fragilité. *Bull. Soc. Bot. Fr.,* 137, Lettres bot. (2/3) : 211-220.

ROBIN, A.M., 1993.– *Catalogue des principales stations forestières de la forêt de Fontainebleau.* ONF/Université P. & M. Curie.

SILVY-LELIGOIS, P., 1949.– Les problèmes de la régénération dans les hêtraies normandes. *Rev. For. Fr.*, 9-10 : 426-434.

ENGLISH ABRIDGED VERSION

The ecologic diversity as well as the soil fragility of the Fontainebleau forest pointed out it as a good subject of actual forest research : therefore a catalogue of the forest of Fontainebleau has been realized (Robin 1993).This work, carefully presented (52 colour plates for easier recognition of soils, book with thumb index for a rapid access to soils in the different forest zones) takes in consideration the ecologic conditions, and the potentiality of production, to well answer to both aims of this type of study, basic and applied.

The first part about the natural environment presents rapidly the sedimentary geology, with calcareous plateaus, sandstone flat hills, stampien sandy slopes, plains based on others limestones - the whole recovered by a sandy formation, blown out at Quaternary, more or less thick and more or less enriched in fine particles (clays and loams proceeding from the chalk weathering). The climate has thermic extremes more marked as those of Seine basin, and a climate deficit (ETP-P) of 182 mm ; the wind action is sometimes baneful for trees and for the forest production.

About the vegetation, the principal tree species are mentioned as their opportunity for Fontainebleau. Then the limits of the indicator role of the herbaceous layers are explicited : the potentiality of sites cannot be systematically disclosed by the herbaceous layers ; the latter (besides it is often absent in these acid soils) expresses only conditions of the first fifty centimeters. The possible depth soil with more rich layers does not appear in surface... except in the height of trees. Consequently, the key of determination must be naturally pedologic.

Relating to the soils, a survey of pedogenesis about sedimentary rock recalls the influence of more watered climate during Quaternary periods for decarbonatation, eluviation, and even podzolization - it also recalls the importance of the progressive acidification of soils, which is still going on. After the method of transect investigation, the diagnostic characters are shown. The three main characters are : the effervescence and his level of appearance, the texture and the soil thickness. Both of the last characters directly influence the useful water reserve (RU), on which depends the height of trees. The humus type can be considered like a diagnostic character, still with carefulness (conifer litter, generating a mor soil, can mask a rich and/or thick soil). The presence of stains and/or rusty or black concretions permits the recognition of hydromorphic sites.

The second part presents the regrouping of sites (80) in 8 geomorphologic zones. The blown out sands, borne of the stampien sands and enriched in ferromagnesian clay (impurities of weathered chalk) are more or less thick and constitute most of the sites on plateaus, plains and slopes with :

- thin or little thick deposits of blown out sands ;
- more or less thick deposits of blown out, more or less loam, sands.

Other slope sites are distinguished :

- stampien sands of slopes and sandstone chaos landscapes ;

and zones of different terraces :

- Fv of North-North-Est ;
- Fv of North-North-Western ;
- Fw and Fx ;
- Fy recent alluvion of Seine ;

and lastly zones of stampien marls.

The conclusion presents the distribution table of tree species in relation with pH and water reserve.

After a reminding of vegetation indicator role with limits, the soil importance is recalled :

- the basic key of the catalogue sites is pedologic ;
- the small richness of blown out sands (constituting most of the sites) must be protected, especially calling attention to :
- mixing of varying species of broadleaf trees ;
- accompanying with broadleaf trees for all conifer plantations, in addition nitrogen fixing species ;
- control of conifers, to avoid their too large extension.

Source : MNHN

Ecologie, t. 26 (3) 1995 : 169-180

PROCESSUS D'INVASION PAR LES PLANTES INTRODUITES À LA RÉUNION ET DYNAMIQUE DE LA VÉGÉTATION SUR LES COULÉES VOLCANIQUES*

Dominique STRASBERG

Laboratoire de Biologie Végétale, Université de La Réunion, BP 7151,
97 715 Saint-Denis cedex 9, Ile de La Réunion

adresse actuelle :
Conservatoire Botanique National de Mascarin, Domaine des Colimaçons,
97436 Saint-Leu, Ile de La Réunion

SUMMARY
(original scientific paper)

ALIEN PLANT INVASIONS ON LA RÉUNION ISLAND AND VEGETATION DYNAMICS ON LAVA FLOWS.

The vulnerability of island ecosystems can be illustrated by the high frequency of biological invasions on oceanic islands. This vulnerability has been attributed to the low biological diversity of island ecosystems and to the fact that insular organisms evolved without usual continental selective forces. Tropical forest remnants on La Réunion island, studied on 1-ha permanent plot, show a composition dominated by indigenous or endemic plant species with a high tree species richness, contrary to most native plant communities on tropical oceanic islands. This insular forest community seems to maintain its original structure and is poorly affected by short term effect of recurring windstorms. The long term survival of this community also depends on its capacity to recover after large scale disturbances like those produced by volcanic eruptions of the Piton de La Fournaise. We investigated early forest development during primary succession on lava flows and found that colonisation patterns were strongly modified by introduced plants, especially bird-dispersed species.

KEY WORDS : La Réunion island - Alien plant invasions - Rain forest diversity - Primary succession - Lava flows.

RÉSUMÉ
(travail original)

La fragilité des écosystèmes insulaires se traduit par une fréquence élevée des invasions biologiques dans les îles océaniques. Cette fragilité est souvent expliquée par la faible richesse spécifique de ces écosystèmes et par le fait que les organismes insulaires ont évolué en l'absence des pressions de sélection qui s'exercent en région continentale. Contrairement à la plupart des communautés végétales dans les îles océaniques tropicales, la forêt tropicale étudiée à La Réunion présente, à l'échelle d'un hectare, une richesse spécifique élevée. Cette communauté semble, au moins à court terme, maintenir sa structure d'origine, en particulier après les perturbations générées par les tempêtes tropicales. A long terme, la survie de cette communauté végétale insulaire et le maintien de sa richesse spécifique dépendent aussi de sa capacité à coloniser des milieux neufs après des perturbations de grande ampleur comme les coulées produites par les éruptions du Piton de La Fournaise. Or dans la zone d'étude, l'analyse des processus de succession primaire après les perturbations d'origine volcanique montre que les processus de recolonisation sur les coulées de lave sont fortement modifiés par l'invasion de certaines plantes introduites, principalement disséminées par les oiseaux.

MOTS CLÉS : Île de La Réunion - Invasions par les plantes introduites - Diversité de la forêt humide - Succession primaire - Coulées volcaniques.

---

* Manuscrit reçu le 15 mai 1995 ; version révisée acceptée pour publication le 27 novembre 1995

Source : MNHN

INTRODUCTION

Les îles océaniques vraies, par opposition aux îles d'origine continentale, sont connues pour la fragilité de leurs écosystèmes, face aux activités humaines qui ont provoqué l'extinction rapide de nombreuses espèces indigènes (CARLQUIST 1974, 1980, VITOUSEK 1988, HAMANN 1990). Par exemple, sur 217 espèces d'oiseaux éteintes dans le monde depuis quatre siècles seulement, 200 occupaient des îles océaniques (JOHNSON & STATTERSFIELD 1990). Les principales causes d'extinction décrites sont la déforestation et les incendies, l'introduction de prédateurs et de mammifères herbivores, l'agriculture et l'introduction de plantes envahissantes (VITOUSEK *et al.* 1987, VITOUSEK 1988, LOOPE & MUELLER-DOMBOIS 1989, ADSERSEN 1989, KIRK & RACEY 1992). Les effets de la colonisation humaine et des invasions par les espèces introduites sont surtout marqués dans les îles tropicales montagneuses et très isolées, par opposition aux atolls et aux îles proches du continent où les taux d'évolution et de spéciation sont plus faibles (VITOUSEK 1988).

A l'heure actuelle les menaces les plus importantes pour la survie des écosystèmes insulaires indigènes sont les invasions par les plantes exotiques dont la propagation est souvent accélérée par les animaux introduits (SMITH 1985, BROCKIE *et al.*, 1988, MUELLER-DOMBOIS & LOOPE 1990). Aux îles Hawaii par exemple, on recense plus de 4600 espèces de plantes introduites dont 870 environ se sont naturalisées (SMITH 1985, 1989). Ces invasions biologiques résultent avant tout de l'interaction entre une espèce introduite et la dynamique des communautés indigènes envahies. Dans les îles océaniques l'accent a souvent été mis sur la distribution des espèces introduites envahissantes (BROCKIE *et al.,* 1988, LAWESSON 1990) mais la dynamique des communautés de plantes indigènes est rarement prise en compte. Les études les plus complètes concernent les archipels d'Hawaii et des Galapagos, mais les travaux dans d'autres îles volcaniques sont peu documentés. Dans le cadre d'une thèse, j'ai abordé les problèmes d'invasions par les plantes introduites à La Réunion dans l'archipel des Mascareignes, en essayant de comprendre tout d'abord la dynamique d'une forêt tropicale de basse altitude peu modifiée par les activités humaines et soumise aux perturbations naturelles que sont les cyclones et les coulées volcaniques. Après avoir présenté le modèle biologique, j'exposerai de manière synthétique les principaux résultats de mon travail de thèse en tentant de répondre plus précisément aux questions suivantes :

• Quelles sont la fréquence et l'abondance des espèces de plantes introduites dans les principaux écosystèmes à La Réunion ?

• Quelle diversité et quelle structure présentent les peuplements d'arbres dans les principaux vestiges de forêt tropicale humide de basse altitude situés sur les coulées volcaniques du Piton de La Fournaise ?

• Quelle est la dynamique de la forêt tropicale humide après les perturbations naturelles, en particulier aux premiers stades de la succession sur les coulées volcaniques ?

LE MODÈLE BIOLOGIQUE

SITUATION GÉOGRAPHIQUE ET FORMATIONS VÉGÉTALES

L'île de La Réunion, située par 21°06' de latitude sud et 55°32' de longitude est, au sud-ouest de l'Océan Indien, fait partie de l'archipel des Mascareignes. Les Mascareignes sont constituées de trois îles d'origine volcanique, La Réunion, Maurice, Rodrigues, âgées respectivement de 3, 8 et 1,5 millions d'années depuis leur émersion. La Réunion, d'une superficie de 2512 km², est constituée de deux massifs volcaniques, le Piton des Neiges, volcan aujourd'hui éteint qui culmine à 3069 m et, sur ses flancs sud-est, le Piton de La Fournaise, datant de 500 000 ans et considéré comme un des volcans les plus actifs au monde, par la fréquence de ses éruptions et le volume de lave émis en moyenne par an (CHEVALIER 1979, BACHELERY 1981).

Le relief créé par ces deux massifs volcaniques a une incidence majeure sur le climat de l'île. Les alizés, vents dominants en saison hivernale, se heurtent aux montagnes et génèrent des précipitations abondantes sur la côte est de l'île (au vent) (jusqu'à 8000 mm par an dans certains secteurs) (ROBERT 1986). Inversement la côte ouest (sous le vent) reçoit des précipitations relativement faibles (500 mm par an au niveau de la mer). De par sa position latitudinale La Réunion est régulièrement soumise, en saison chaude, aux tempêtes tropicales qui prennent généralement naissance au nord de l'île et qui peuvent évoluer en cyclone intense. Entre 1966 et 1991, 57 tempêtes tropicales ont été recensées dans un rayon de moins de 400 km autour de La Réunion (MÉTÉO FRANCE comm. pers.).

En se basant sur les grands facteurs climatiques et la répartition des espèces, RIVALS (1952) et CADET (1977) distinguent entre 0 et 2000 m d'altitude, trois grands étages originels de forêts tropicales (FIG. 1a) :

• la forêt semi-sèche (série mégatherme semi-xérophile) : cet étage de végétation occupait les versants ouest jusqu'à 750 m d'altitude environ ; les précipitations annuelles sont inférieures à 1500 mm. La végétation est composée d'arbres et d'arbustes à feuilles persistentes sclérifiées produisant un sous-bois clair. Parmi les herbacées, les orchidées habituellement épiphytes se développent à même le sol ou sur les rochers.

• la forêt humide de basse et moyenne altitudes (série mégatherme hygrophile) : cette formation qui s'étendait

Source : MNHN

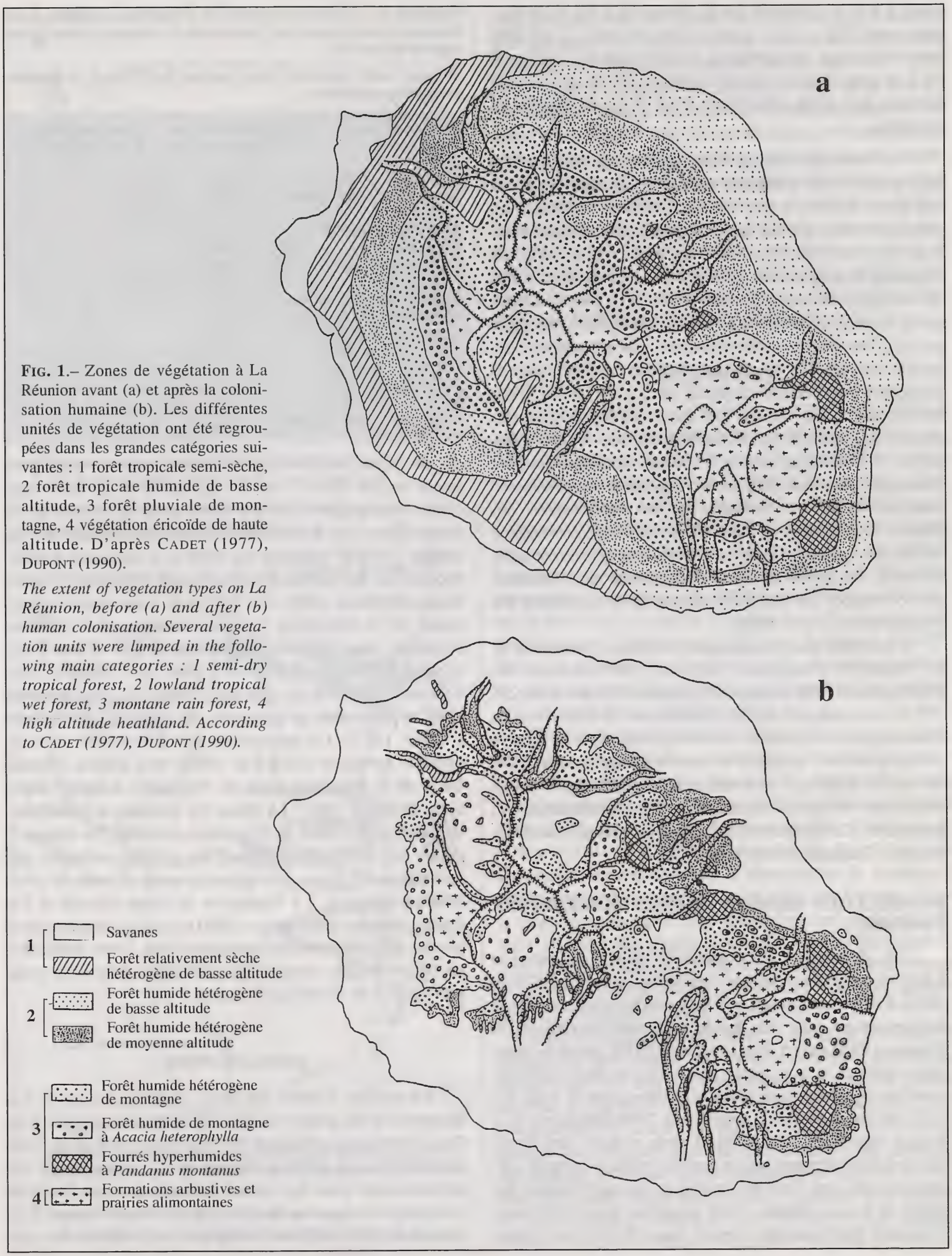


FIG. 1.– Zones de végétation à La Réunion avant (a) et après la colonisation humaine (b). Les différentes unités de végétation ont été regroupées dans les grandes catégories suivantes : 1 forêt tropicale semi-sèche, 2 forêt tropicale humide de basse altitude, 3 forêt pluviale de montagne, 4 végétation éricoïde de haute altitude. D'après CADET (1977), DUPONT (1990).

The extent of vegetation types on La Réunion, before (a) and after (b) human colonisation. Several vegetation units were lumped in the following main categories : 1 semi-dry tropical forest, 2 lowland tropical wet forest, 3 montane rain forest, 4 high altitude heathland. According to CADET (1977), DUPONT (1990).

Source : MNHN

jusqu'à 800 m d'altitude sur la côte est de l'île, se prolongeait entre 750 et 1100 m sur le versant ouest. C'est dans cette région aux précipitations élevées (plus de 1500 mm) où l'on peut observer les plus grands arbres de l'île qui forment une strate arborée de 10 à 15 m de hauteur en moyenne.

• la forêt pluviale de montagne (série mésotherme hygrophile) : elle constitue encore le paysage dominant des hauts de l'île entre 1000 et 2000 m d'altitude en moyenne. Alors que les forêts de plus basse altitude subissent des températures oscillant entre 20 et 26°C en moyenne, la température moyenne annuelle dans les forêts de montagne est comprise entre 14 et 17°C. Dans cet habitat où les précipitations sont très élevées (2000 à 8000 mm par an), les fougères arborescentes sont abondantes, les arbres, très ramifiés ont un port tortueux caractéristique et atteignent une hauteur moyenne de 6 à 10 m. La strate arborée porte des coussins très denses de bryophytes, fréquemment colonisés par les orchidées et les fougères épiphytes. A l'intérieur de ces forêts de montagne on peut distinguer plusieurs formations végétales, distribuées en mosaïque et souvent dominées par une seule espèce : les fourrés hygrophiles à *Pandanus montanus*, la forêt à *Acacia heterophylla*, ou encore les formations à *Philippia montana*. Au dessus de 2000 m d'altitude les montagnes sont colonisées par une végétation arbustive dominée par les Ericacées (CADET 1974).

L'ensemble des communautés végétales indigènes de la Réunion comprend environ 200 espèces de Ptéridophytes, 550 espèces de plantes à fleurs dont 225 (32 %) endémiques de La Réunion et 145 (21 %) des Mascareignes (BOSSER *et al.*, 1976). Parmi les 32 genres endémiques de l'archipel, 19 sont représentés dans l'île. Au moins 6 genres sont strictement endémiques de La Réunion : *Forgesia* (Escalloniacées), *Heterochaenia*, *Berenice* (Campanulacées), *Ruizia* (Sterculiacées), *Eriotrix*, *Faujasia* (Composées).

MODIFICATION DES ÉCOSYSTÈMES INDIGÈNES PAR L'HOMME

L'île, découverte à la fin du 16ème siècle, ne commence à être peuplée que dans la deuxième moitié du 17ème siècle. Pendant le premier siècle de colonisation, la densité de population reste très faible (250 habitants en 1676, BOUREAU DESLANDES dans LOUGNON 1970). Seule la végétation côtière et une partie des forêts de basse altitude (nord-est et ouest) sont alors exploitées pour le bois. En 1715 la population est estimée à 2000 habitants (LA ROQUE dans LOUGNON 1970). A cette période sont entrepris des défrichements sur de grandes surfaces pour la culture du café, qui font disparaître la presque totalité des forêts de basse altitude (forêt tropicale semi-sèche dans l'Ouest et forêt tropicale humide dans l'Est). Cette culture est peu à peu remplacée par la canne à sucre dans la première moitié du 19ème siècle. Après 1850, de nouvelles terres sont gagnées sur les forêts pour la culture de la canne (DEFOS DU RAU 1960). La population totale de l'île atteint 110 000 habitants en 1848 et c'est aussi à cette époque que les régions des cirques sont défrichées et colonisées (SCHERER 1980). En 1880 il ne reste que des fragments de la végétation d'origine en dessous de 1000 m d'altitude dans l'Ouest et en dessous de 500 m dans l'Est (CHEKE 1987). La végétation à plus haute altitude dans l'Ouest (1000-1400 m) fera aussi l'objet de défrichements pour la production de géranium, au début du 20ème siècle (CADET 1977). La population actuelle atteint plus de 600 000 habitants (I.N.S.E.E. 1992) et il subsite environ 30 % de la superficie totale de végétation indigène originelle (RAUNET 1991). La figure 1b présente la répartition des principales zones de végétation actuelles. Le tableau I donne une première estimation des surfaces occupées par les principales zones de végétation avant et après la colonisation humaine. La végétation de haute altitude et les forêts pluviales montagne (> 1000 m) ont été peu touchées par les défrichements par opposition aux forêts tropicales de basse altitude, semi-sèche et humide, dont il ne reste que 1 à 2 % de la surface d'origine.

TABLEAU I.– Surfaces d'origine de végétation indigène à La Réunion et pour chaque zone, proportion de vestiges existant encore aujourd'hui (en %).

Original native vegetation extent (surfaces in 10^3 ha) on La Réunion and remaining percent.

Principaux types de végétation	Surface d'origine (milliers d'ha)	Vestiges actuels (% de la surf. d'orig.)
Forêt tropicale semi-sèche incluant la zone de savane	56,8	1
Forêt tropicale humide		
de basse altitude	45,1	1-2
de moyenne altitude	40,9	14
Forêt pluviale de montagne incluant les forêts monodominantes à : *Acacia heterophylla ; Pandanus montanus ; Philippia spp.*	82,6	61
Végétation de haute altitude	22,2	81

ZONE D'ÉTUDE

Le secteur d'étude est situé dans le sud-est de La Réunion sur les pentes du Piton de La Fournaise (FIG. 2a). Dans cette région subsistent les principaux vestiges de forêt tropicale humide de basse altitude de l'île, épargnés par les défrichements pour des raisons historiques et par l'activité volcanique. Les pentes du volcan actif, orientées vers l'Est, présentent des conditions écologiques originales où les éco-

Source : MNHN

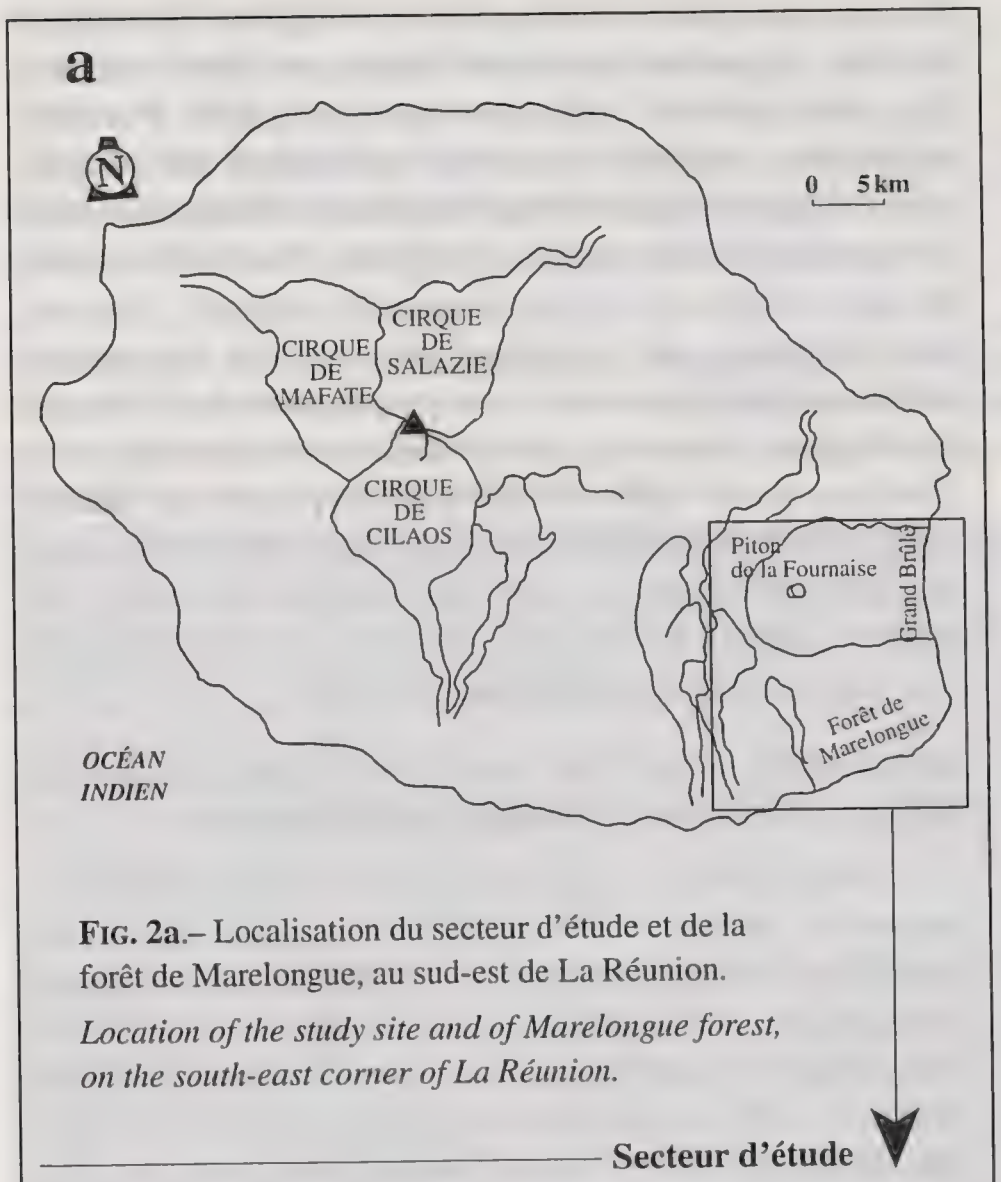


FIG. 2a.– Localisation du secteur d'étude et de la forêt de Marelongue, au sud-est de La Réunion.

Location of the study site and of Marelongue forest, on the south-east corner of La Réunion.

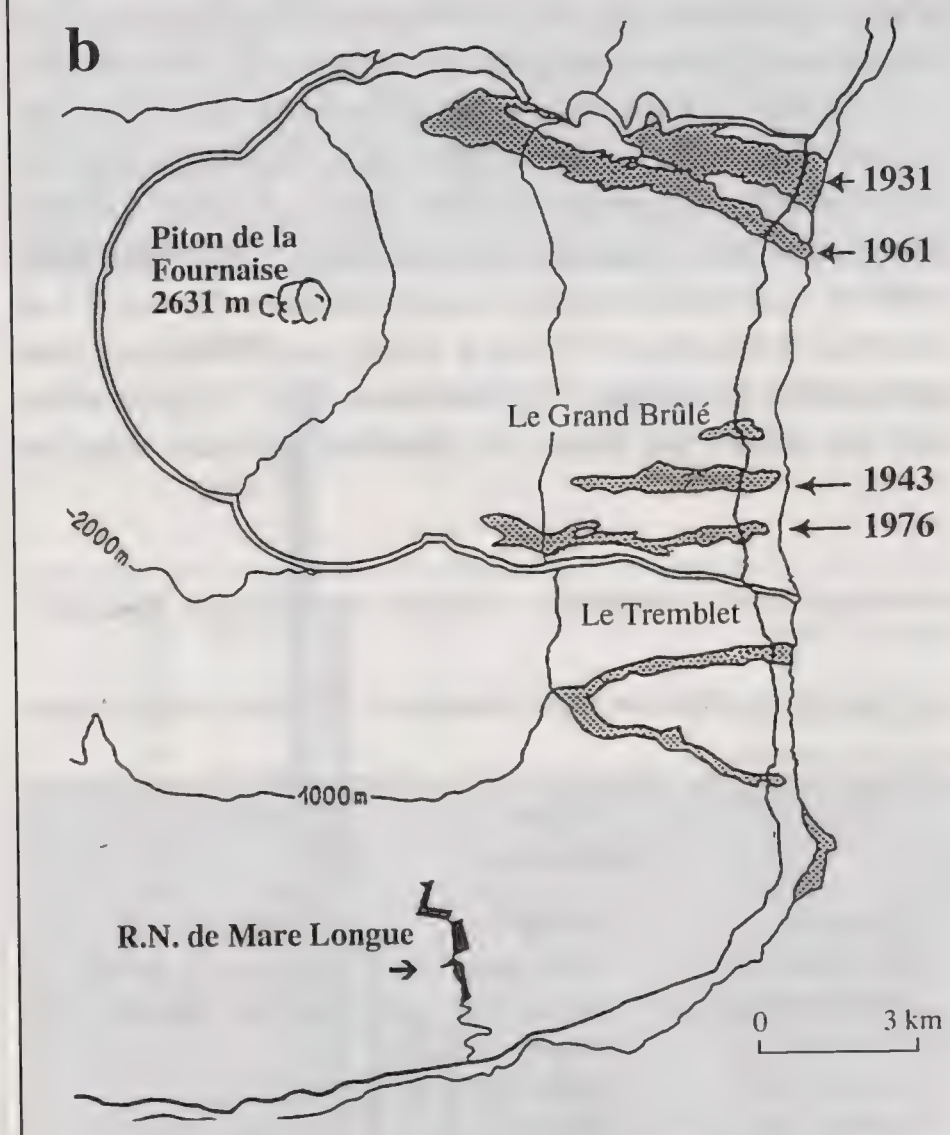


FIG. 2b.– Carte des quatre coulées de laves étudiées, âgées respectivement de 14, 29, 47 et 59 ans, situées dans la caldeira du Piton de La Fournaise.

Map of the four lava flows of different ages (14, 29, 47, 59 years old) in the caldeira of the Piton de la Fournaise.

systèmes forestiers sont soumis aux perturbations naturelles que constituent les coulées de lave. Nous avons sélectionné en particulier 4 coulées récentes (datant de 1931, 1943, 1961, 1976) à l'intérieur de la caldeira dans le secteur du Grand Brûlé ainsi qu'une parcelle en forêt de Marelongue, située sur une coulée de plus de 4 siècles à l'extérieur de cette caldeira (FIG. 2b). La création de la Réserve Naturelle de Marelongue a permis de sauvegarder ce dernier vestige de forêt de basse altitude qui présente un couloir de végétation de 68 ha entre 100 et 600 m d'altitude. La parcelle étudiée est située à 250 m d'altitude dans la réserve. Dans le secteur d'étude, les précipitations moyennes annuelles sont de 4000 mm et les précipitations des mois les plus secs dépassent 150 mm (CADET & FIGIER 1985).

MÉTHODES

Afin de réaliser, à l'échelle de l'île, un inventaire quantitatif des plantes introduites envahissant les écosystèmes indigènes nous avons mesuré la fréquence et l'abondance des différentes espèces le long de 18 transects répartis entre 100 et 1800 m d'altitude, dans différentes communautés végétales intactes et dans des sites fortement perturbés par l'homme (MACDONALD *et al.*, 1991). Ces mesures de terrain sur le niveau d'invasion des différents habitats ont été aussi utilisées pour établir un classement des espèces selon l'approche développée par MACDONALD & JARMAN (1985) pour le projet SCOPE *"Ecology of Biological Invasions"*. Ce classement permet de définir des priorités concernant la gestion des habitats et le contrôle des invasions biologiques.

En forêt tropicale humide de Marelongue, nous avons délimité une parcelle permanente d'un hectare dans laquelle ont été identifiés, mesurés et cartographiés tous les arbres de diamètre supérieur à 10 cm (hauteur 1,30 m) (STRASBERG sous presse). La zone étudiée d'un hectare (100 x 100 m) a été divisée en parcelles de 10 x 10 m dont les limites ont été marquées. L'observation de nombreux arbres morts dans cette forêt nous a conduit à mener, dans la même parcelle, un second inventaire concernant uniquement les individus ligneux morts (de hauteur supérieure à 1 m) (STRASBERG *et al.*, 1995). Lors de cet inventaire nous avons noté si les individus étaient morts sur pied, déracinés ou cassés à une certaine hauteur.

Dans la région du Grand Brûlé, à moins de 10 km de la Réserve de Marelongue, les stades jeunes de la succession primaire ont été analysés indirectement à partir de quatre coulées d'âge différent (59, 47, 29, 14 ans) (FIG. 2b) (STRASBERG & LEPART en prep.). Dans cette chronoséquence les variations spatiales d'abondance et de diversité des espèces végétales ont été mesurées le long de 4 transects traversant chaque coulée. Les 4 transects sont répartis sur un gradient d'altitude de 0 à 1000 m. A une altitude donnée, le transect comprend au moins 5 relevés par coulée,

Source : MNHN

espacés tous les 50 m. Plusieurs relevés n'ont pu être établis dans certains sites recouverts par des laves très récentes. Cet échantillonnage représente un total de 89 relevés sur des parcelles de 10 x 10 m dans lesquelles le nombre d'individus présents a été compté pour chaque espèce. Dans un premier temps nous avons retenu les espèces ligneuses pour analyser les changements dans ces communautés végétales pionnières en fonction de l'âge du substrat.

RÉSULTATS

LES INVASIONS DES COMMUNAUTÉS VÉGÉTALES INDIGÈNES PAR LES PLANTES INTRODUITES

A l'échelle de La Réunion, les invasions par les plantes introduites concernent l'ensemble des écosystèmes sur tout le gradient altitudinal. Autour des enclaves de végétation indigène, tous les habitats perturbés par les activités humaines sont dominés par les plantes introduites, représentées essentiellement par des herbacées et des arbustes.

L'inventaire le long des 18 transects fait apparaître qu'au moins 62 espèces de plantes introduites envahissent les communautés végétales indigènes encore peu perturbées par les activités humaines, menaçant le maintien de leur diversité. Après avoir classé ces espèces selon leur fréquence, leur potentiel à envahir de nouvelles zones et leur impact sur la végétation naturelle, 11 espèces apparaissent en priorité (TAB. II). *Psidium cattleianum* est l'espèce la plus fréquente et forme des taillis monospécifiques dans de nombreux sites à moyenne altitude. *Rubus alceifolius* et *Lantana camara*, buissons épineux aux rameaux lianescents, occupent de manière privilégiée les ouvertures en forêt. Nous avons aussi observé après le passage du cyclone Firinga en 1989, la chute en cascade de groupes d'arbres indigènes, dont les houppiers étaient liés entre eux par les rameaux de ces espèces introduites. En forêt, *Ligustrum robustum*, *Hedichyum gardnerianum*, *Syzygium jambos*, *Solanum auriculatum* et *Fuchsia magellanica* peuvent constituer rapidement des peuplements denses en sous-bois qui réduisent considérablement la régénération des espèces indigènes. Deux arbrisseaux du genre *Boehmeria* et une composée herbacée, *Erigeron karwinskianus,* ont un impact moindre sur les espèces indigènes forestières mais leur propagation dans l'île est rapide grâce à un mode de dissémination anémochore. A l'intérieur de la végétation indigène, la plupart des plantes envahissantes s'installent surtout le long de sentiers, dans des zones d'éboulis ou après des coupes, mais certaines espèces comme *Fuchsia magellanica* semblent pouvoir coloniser aussi des habitats non perturbés.

DIVERSITÉ, STRUCTURE ET MORTALITÉ DE LA FORÊT TROPICALE HUMIDE À LA RÉUNION

Dans la parcelle permanente de un hectare, nous avons recensé 40 espèces d'arbres (≥ 10 cm dbh) dont les plus abondantes sont présentées dans le tableau III. Les plantes introduites, représentées par *Diopsyros digyna* et *Artocarpus heterophyllus,* constituent moins de 2 % du nombre total d'individus. La diversité mesurée à Marelongue sur un hectare représente plus de la moitié de la richesse spécifique en arbres indigènes à La Réunion. Les populations d'arbres atteignent une densité de 1 079 individus/ha (dbh ≥ 10 cm) et une surface terrière de 81,5 m^2/ha. La structure se caractérise aussi par une faible hauteur moyenne des houppiers, comprise entre 8 et 15 m. La densité d'individus à l'hectare est supérieure à 200 pour deux espèces, *Labourdonnaisia calophylloides* (284 ind.) et *Antirhea borbonica* (213 ind.), alors que 23 espèces sont représentées par moins de 10 individus (FIG. 3). La distribution des arbres par classe de diamètre suit une fonction

TABLEAU II.– Plantes introduites les plus envahissantes à La Réunion, classées par ordre d'importance (fréquence et abondance, potentiel à envahir de nouvelles zones, impact sur la végétation indigène) (MACDONALD *et al.*, 1991).

*Most threatening introduced plant species on La Réunion, ranked in order of importance (frequency and abundance, potential extent of invasions, impact on native vegetation) (*MACDONALD et al., *1991).*

ESPECES	NOM VERNACULAIRE	FAMILLE	TYPE BIOLOGIQUE	ORIGINE
Psidium cattleianum Sabine	goyavier	Myrtaceae	arbuste	Amérique du sud
Rubus alceifolius Poiret	raisin marron	Rosaceae	arbrisseau	Malaisie S.E. asiatique
Lantana camara L.	corbeille d'or	Verbenaceae	arbrisseau	Amérique centrale
Ligustrum robustum Blume	privet	Oleaceae	arbuste	Inde
Hedychium gardnerianum Ker-Gawl.	longose	Zingiberaceae	herbacée	Inde
Solanum mauritianum Scop.	bringellier marron	Solanaceae	arbuste	Amérique du sud
Boehmeria macrophylla Hornem.	bois de source	Urticaceae	arbrisseau	Afrique, Asie
Boehmeria penduliflora Wedd. ex D.G. Long	bois de chapelet	Urticaceae	arbrisseau	Inde
Fuchsia magellanica Lam.		Onagraceae	arbrisseau	Amérique du sud
Erigeron karvinskianus DC.	pâquerette	Compositae	herbacée	Amérique centrale
Syzygium jambos (L.) Alston *in* Trimen	jamrosat	Myrtaceae	arbre	Indo-Malaisie

Source : MNHN

exponentielle négative, avec une diminution rapide du nombre d'individus des classes de faible diamètre vers les classes de taille plus importantes (FIG. 4). Néanmoins avec 10 individus de diamètre supérieur à un mètre, les arbres de large diamètre demeurent relativement fréquents dans l'hectare. La répartition spatiale des arbres adultes à l'intérieur de la parcelle ne suit pas un modèle particuler. Il est difficile de mettre en évidence une relation entre les caractéristiques biologiques des espèces (dissémination, tolérance à l'ombre...) et les distributions spatiales observées. Les individus de *Ficus mauritiana*, par exemple, sont présents de manière éparse (1 arbre/400 m^2), alors que l'espèce se mul-

TABLEAU III.– Nombre d'arbres par espèce (diamètre supérieur à 10 cm, mesuré à 1,3 m du sol), pour les espèces les plus communes, dans une parcelle permanente de un hectare de forêt tropicale humide (Réserve Naturelle de Marelongue).

Number of trees per species (dbh ≥ 10 cm, 1.3 m from ground level), for most common species, in a one hectare permanent plot of tropical wet forest (Marelongue Natural Neserve, 250 m altitude).

ESPECES	FAMILLE	NOMBRE D'INDIVIDUS dbh ≥10cm
Agauria salicifolia (Lam.) Hook.f. ex Oliver	ERICACEAE	27
Antirhea borbonica Gmel.	RUBIACEAE	213
Calophyllum tacamahaca Willd.	CLUSIACEAE	11
Cyathea borbonica Desv.	CYATHEACEAE	20
Diospyros borbonica I.B.K. Richardson	EBENACEAE	32
Diospyros digyna Jacq.	EBENACEAE	14
Doratoxylon apetalum (Poir.) Radlk. var. *apetalum*	SAPINDACEAE	67
Ficus lateriflora Vahl.	MORACEAE	14
Homalium paniculatum (Lam.) Benth.	FLACOURTIACEAE	51
Labourdonnaisia calophylloides Bojer	SAPOTACEAE	284
Molinea alternifolia Willd.	SAPINDACEAE	19
Nuxia verticillata Lam.	LOGANIACEAE	94
Ocotea obtusata (Nees) Kosterm.	LAURACEAE	28
Polyscias repanda (DC.) Baker	ARALIACEAE	15
Syzygium sp.	MYRTACEAE	72
Tambourissa elliptica subsp. *micrantha* D. Lorence	MONIMIACEAE	18
Xylopia richardii Boivin ex Baillon	ANNONACEAE	33
23 espèces < 10 individus/ha		67
Total individus		1079
Total espèces		40

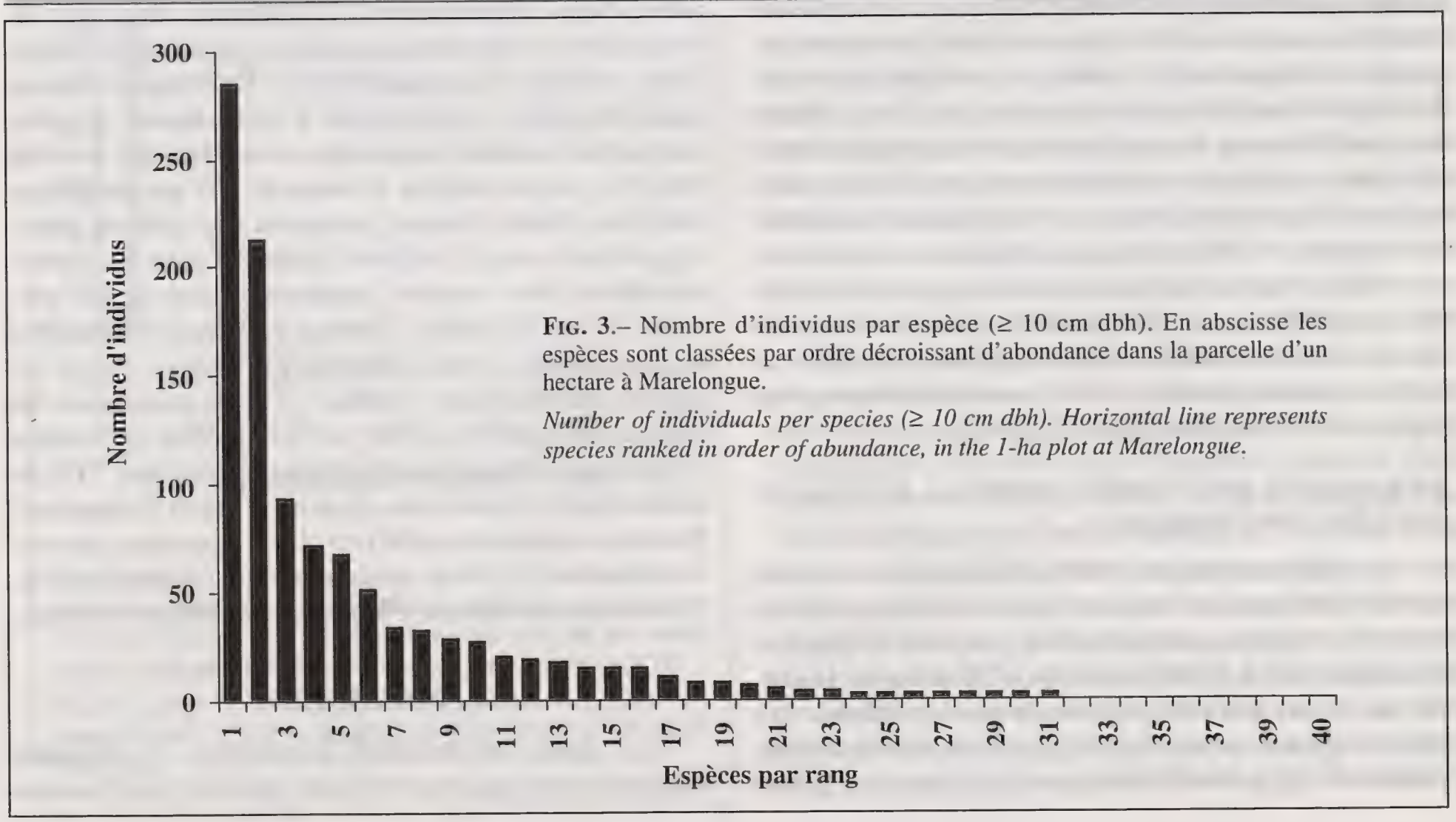


FIG. 3.– Nombre d'individus par espèce (≥ 10 cm dbh). En abscisse les espèces sont classées par ordre décroissant d'abondance dans la parcelle d'un hectare à Marelongue.

Number of individuals per species (≥ 10 cm dbh). Horizontal line represents species ranked in order of abundance, in the 1-ha plot at Marelongue.

Source : MNHN

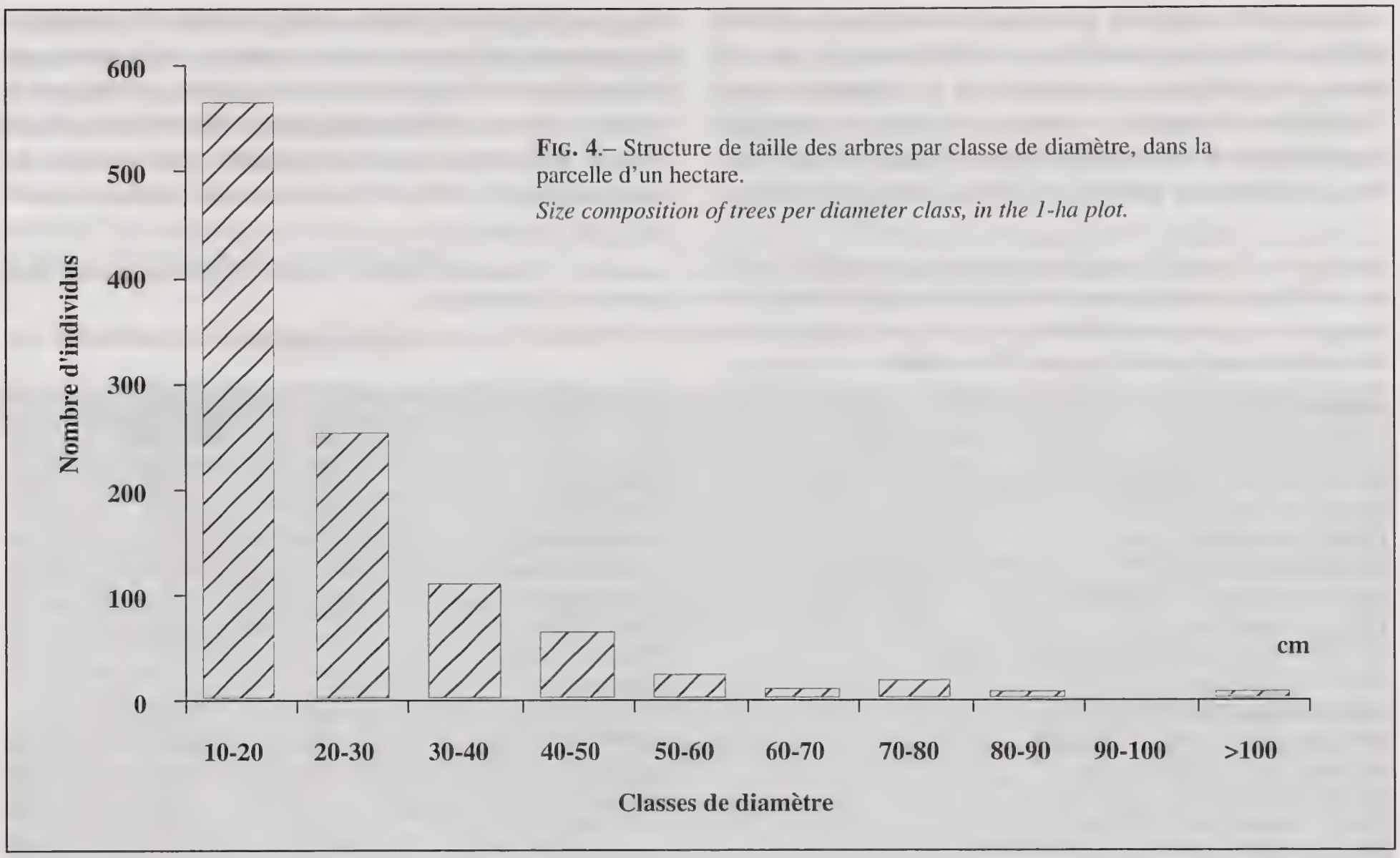


FIG. 4.– Structure de taille des arbres par classe de diamètre, dans la parcelle d'un hectare.

Size composition of trees per diameter class, in the 1-ha plot.

tiplie surtout végétativement par des rameaux longs de plusieurs mètres, naissant à la base du tronc (BOSSER *et al.*, 1976, STRASBERG obs. pers.).

L'analyse des types de mortalité dans l'hectare en forêt de Marelongue met en évidence l'existence d'une grande quantité d'arbres morts (264) et un nombre élevé d'espèces concernées (17), présentes dans l'inventaire précédent à l'exception d'un palmier, *Acanthophoenix rubra*. La majorité des arbres sont morts sur pied (162), 97 sont morts déracinés et 5 cassés à la base. D'autre part, 56 % des arbres morts sont représentés par une Ericacée arborescente, *Agauria salicifolia*, et une espèce de fougère arborescente *Cyathea borbonica*. Pendant cet inventaire des chutes d'arbres ont été observées en particulier après des périodes de fortes précipitations mais elles n'ont créé que de petites ouvertures dans la canopée. En dehors de petites trouées de moins de 10 m², aucun chablis de grande superficie n'a été observé dans la parcelle.

DYNAMIQUE DES FORÊTS TROPICALES SUR LES COULÉES VOLCANIQUES

La végétation sur les coulées étudiées se caractérise par une dominance des espèces ligneuses dès les premiers stades de colonisation. La densité moyenne d'arbres et d'arbustes atteint 25 000 individus à l'hectare sur la coulée de 14 ans alors déjà colonisée par les lichens. Ces plantes ligneuses pionnières, en grande majorité indigènes, produisent des graines disséminées par le vent. Les plantes ligneuses anémochores se répartissent en 15 espèces indigènes et 4 introduites. Environ 90 % des individus ligneux anémochores recensés appartiennent à deux espèces, un arbre indigène, *Agauria salicifolia* et un arbuste endémique, *Hubertia ambavilla*. Les populations de plantes anémochores ont une phase de colonisation très courte sur les coulées et leur densité diminue rapidement à partir d'une trentaine d'années (FIG. 5a). Inversement l'abondance des arbres et des arbustes à fruits charnus, disséminés par les oiseaux, augmente avec l'âge des coulées (FIG. 5b). Sur ces coulées de moins de 100 ans, les plantes indigènes à fruits charnus présentent une richesse spécifique élevée avec 17 espèces contre 10 pour les plantes introduites. Deux espèces indigènes seulement sont présentes sur les 4 coulées, *Antirhea borbonica* (Rubiacées) et *Geniostoma borbonicum* (Loganiacées). Parmi les espèces ornithochores "tardives" dans la succession, les plantes introduites sont en fait dominantes en nombre d'individus. Cinq espèces introduites représentent 70 % du nombre total d'individus ligneux à fruits à charnus : *Psidium cattleianum* (Myrtacées), *Lantana camara* (Verbénacées), *Schinus terebenthifolius* (Anacardiacées), *Tristemma mauritiana* et *Clidemia hirta* (Mélastomacées).

DISCUSSION

Les plantes envahissantes inventoriées à La Réunion colonisent principalement les sites perturbés par l'homme

Source : MNHN

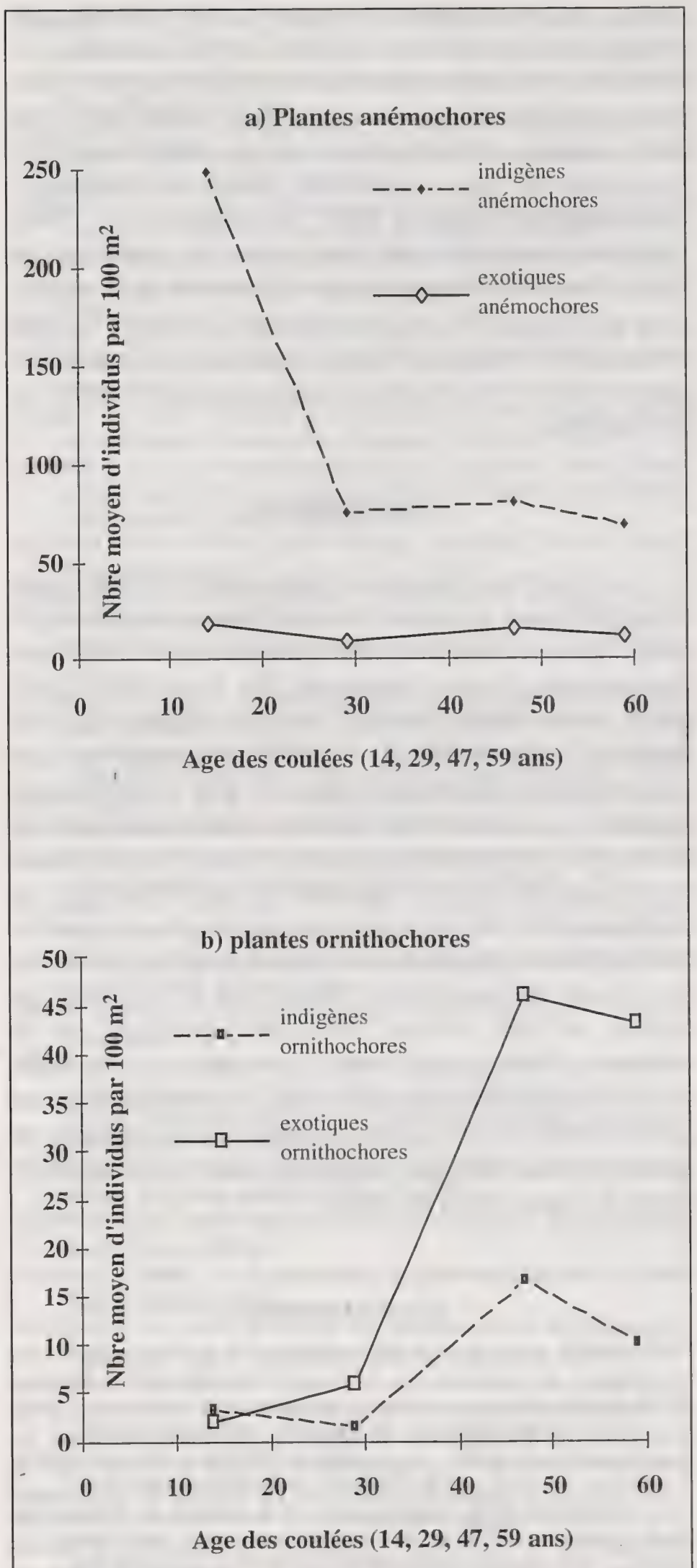


Fig. 5.– Nombre moyen de plantes ligneuses par quadrat (100 m²) selon l'âge des coulées et pour chacun des deux modes de dissémination, anémochorie (a) et ornithochorie (b).

Mean density of wind-dispersed (a) and bird-dispersed (b) woody plants in 100 m² quadrats on four lava flows of different ages.

(friches, bords de route, zones incendiées). Ces plantes introduites constituent la composante majeure des paysages de La Réunion en dessous de 500 m d'altitude environ sur la côte est et 1000 m sur la côte ouest. Une soixantaine d'espèces introduites parvient néanmoins à s'installer dans les zones de végétation indigène peu perturbées par l'homme. Dans ce dernier groupe de plantes on retrouve fréquemment les mêmes genres, espèces ou encore variétés, classés comme "pestes végétales" dans d'autres îles de l'Océan Indien ou du Pacifique. Par exemple, *Psidium cattleianum*, *Hedichyum gardnerianum* ou *Clidemia hirta* sont citées parmi les espèces les plus menaçantes pour la survie des écosystèmes à Hawaii (LOOPE *et al.*, 1988, CUDDIHY & STONE 1990). A Maurice, les forêts indigènes occupent 5 % du territoire et sont presque totalement dégradées par les animaux introduits (cerfs, cochons, singes) qui modifient la structure de la végétation et accélèrent l'érosion des sols. Ces lambeaux de forêts sont peu à peu remplacés par les plantes introduites dont les plus agressives sont le troène (*Ligustrum robustum*) et le goyavier (*Psidium cattleianum*) (LORENCE & SUSSMAN 1988, STRAHM 1993). Contrairement à l'île Maurice, les écosystèmes indigènes à La Réunion demeurent relativement intacts et représentent encore 30 % de la surface de l'île. Cette différence est en partie liée au fait que la végétation indigène à la Réunion est très peu soumise à l'action des animaux introduits qui ont été très tôt éradiqués ou qui atteignent encore des densités très faibles comme le Cerf de Java (*Cervus timorensis*) (STRAHM 1993).

A court terme, certains vestiges de forêt de basse altitude, réduits à quelques hectares, semblent maintenir encore leur diversité et leur structure d'origine. La diversité en espèces d'arbres en forêt de Marelongue est intermédiaire entre la richesse spécifique élevée des forêts tropicales continentales et celle mesurée dans différentes îles océaniques. Dans l'archipel d'Hawaii, les forêts tropicales humides de moyenne altitude sont dominées seulement une ou deux espèces d'arbres, *Metrosideros polymorpha* (Myrtacées) et *Acacia koa* (Mimosacées) (MUELLER-DOMBOIS & LOOPE 1990, WAGNER *et al.*, 1990). A l'autre extrême, les forêts tropicales continentales atteignent 60 à 120 espèces d'arbres (≥ 10 cm dbh) par hectare en région paléotropicale et jusqu'à 300 espèces dans certaines forêts néotropicales du Pérou ou de l'Equateur (GENTRY 1986, 1988, 1990, WHITMORE 1990). La forêt étudiée à La Réunion présente une densité d'arbres (1079 ind./ha) et une surface terrière (81,5 m²/ha) largement supérieures aux valeurs obtenues dans les inventaires comparables en région continentale. A l'île Maurice, plusieurs auteurs ont déjà mesuré de telles densités d'arbres à l'hectare en forêt humide et ont suggéré que cette structure permet une plus forte résistance aux cyclones, fréquents dans le Sud-ouest de l'Océan Indien (VAUGHAN & WIEHE 1941, LORENCE &

Source : MNHN

SUSSMAN 1988, STRAHM 1993). LAWTON & PUTZ (1988) au Costa Rica établissent une relation entre la densité d'arbres élevée d'une forêt d'altitude et l'exposition au vent.

L'analyse des types de mortalité sur un hectare en forêt de Marelongue met en évidence une très faible proportion d'arbres cassés ou déracinés par rapport aux arbres morts sur pied. Plus de 70 % des arbres morts déracinés dans l'hectare appartiennent à une espèce pionnière sur les coulées volcaniques (*Agauria salicifolia*), qui ne se maintient pas dans les forêts climaciques, progressivement remplacée au cours de la succession par les espèces dominantes, tolérantes à l'ombre (CADET 1977, STRASBERG *et al.,* 1995). Un inventaire des dégâts dans la même réserve, mené en 1989, deux semaines après le passage du cyclone intense Firinga, confirme aussi ces résultats (THÉBAUD 1989). Dans les régions soumises aux cyclones ou aux tempêtes tropicales comme les Caraïbes, les arbres affectés par ces perturbations sont principalement cassés ou déracinés (WEAVER 1986, BOUCHER *et al.,* 1990). Le mode de mortalité des arbres dans la zone d'étude semble indépendant des effets des vents cycloniques. Ces données suggèrent que la plupart des espèces d'arbres en forêt tropicale à La Réunion résiste relativement bien aux vents cycloniques.

D'autre part les modes de mortalité des arbres observés dans la zone d'étude ont des conséquences importantes sur les caractéristiques des chablis. Les arbres morts sur pied perdent progressivement leur branches et provoquent ainsi des ouvertures très limitées dans la canopée de l'ordre d'une dizaine de m^2. Les patrons de mortalité décrits en forêt de Marelongue combinés à la faible hauteur moyenne des arbres (10-15 m) créent ainsi des perturbations au sol sur des surfaces beaucoup plus réduites par rapport aux chablis recensés en forêt tropicale continentale qui atteignent, par exemple à Barro Colorado, une superficie moyenne de 85 m^2 (BROKAW 1985). L'impact limité des perturbations créées par les chablis en forêt à La Réunion peut aussi être un élément qui freine l'invasion de ces écosystèmes forestiers par les plantes introduites pionnières comme *Rubus alceifolius* qui nécessitent des niveaux de lumière importants pour leur germination et leur croissance (THÉBAUD 1989).

A partir de relevés phytosociologiques sur différentes coulées de lave, CADET (1977) a proposé un modèle de succession où les communautés végétales de forêt humide comme Marelongue atteignent une diversité maximale et une structure stable au bout de 2 à 3 siècles à partir d'un substrat neuf. Cette prédiction de la dynamique de la végétation suppose que les plantes introduites n'interviennent pas dans la succession. En fait, l'analyse de la succession sur 4 coulées de moins de 100 ans met en évidence que les plantes ligneuses ornithochores "tardives" sont totalement dominées en nombre d'individus par les espèces introduites. Ces plantes introduites ornithochores sont composées en majorité par des espèces arbustives dont les populations sont particulièrement denses à basse altitude dans la végétation secondaire (friches, bords de routes...). L'invasion rapide par ces arbustes est facilitée par la production abondante de petits fruits, leur dissémination par les passereaux introduits mais aussi endémiques et la proximité de zones agricoles, riches en semenciers (STRASBERG & THÉBAUD 1992, STRASBERG *et al.,* 1994). Ces données suggèrent qu'à long terme, les populations de plantes introduites vont changer la direction de la succession sur les coulées volcaniques. Cet exemple illustre comment l'invasion d'une ou plusieurs espèces introduites peut modifier les processus biologiques à l'échelle de l'écosystème.

CONCLUSION

Les processus d'invasions biologiques sont complexes à La Réunion et concernent de nombreuses espèces végétales. Leur compréhension implique une meilleure connaissance du fonctionnement des écosystèmes indigènes. A une échelle spatiale réduite, l'étude de la forêt tropicale de basse altitude a permis de caractériser une structure qui semble peu affectée par les effets des cyclones. La communauté végétale étudiée maintient une diversité élevée et semble au moins à court terme, résister à l'invasion des plantes introduites les plus fréquentes. La résistance de cette communauté aux invasions pourrait être en partie expliquée par sa richesse spécifique élevée et les niveaux de perturbations limités lors de la création de chablis de faible surface, provoqués en majorité par la mort sur pied des grands arbres. Le maintien à long terme de ces habitats est néanmoins remis en question après les perturbations de plus grande ampleur, par la présence de plantes introduites qui modifient considérablement le cours des successions primaires.

REMERCIEMENTS

Ce travail de thèse a pu être réalisé grâce au financement d'un programme de recherche par le Conseil Régional de La Réunion (Commission Plan et Aménagement) et par le Service de la Recherche (SOFT-SRETIE) du Ministère de l'Environnement. Le fonctionnement de ce programme a été pris en charge par le Laboratoire de Biologie de Végétale de l'Université de La Réunion et le Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive du C.N.R.S. de Montpellier. Je tiens aussi à remercier la commune de Saint-Philippe, qui a permit à MM. J. Turpin, J.J. Damour et B. Pitou, de contribuer à mon travail de terrain.

BIBLIOGRAPHIE

ADSERSEN, H., 1989.– The rare plants of Galapagos Islands and their conservation. *Biol. Conserv.*, 47 : 49-77.

BACHELERY, P., 1981.– *Le Piton de la Fournaise (île de La Réunion), étude volcanologique, structurale et pétrologique,* Thèse de 3ème cycle, Université de Clermont-Ferrand : 262 p.

Source : MNHN

BOSSER, J., CADET, T., GUÉHO, J. & MARAIS, W., 1976.– *Flore des Mascareignes : La Réunion, Maurice, Rodrigues*, MSIRI, Mauritius, ORSTOM, Paris, France, et Royal Botanical Garden, Kew, U.K. : 16 volumes.

BOUCHER, D.H., VANDERMEER, J.H., YIH, K. & ZAMORA, N., 1990.– Contrasting hurricane damage in tropical rain forest and pine forest. *Ecology*, 71 : 2022-2024.

BROKAW, N.V.L., 1985.– The definition of treefall gap and its effect on measures of forest dynamics. *Biotropica*, 14(2) : 158-160.

BROKIE, R.E., LOOPE, L.L., USHER, M.B. & HAMANN, O., 1988.– Biological invasions of island nature reserves. *Biol. Conserv.*, 44 : 9-36.

CADET, T. & FIGIER, J., 1985.– La Réserve de Marelongue, Etude Floristique et Ecologique. Rapport, Université de La Réunion, St-Denis : 38 p.

CADET, T., 1974.– Etude sur la végétation des hautes altitudes de l'île de La Réunion (Océan Indien). *Vegetatio*, 29(2) : 121-130.

CADET, T., 1977.– *La végétation de l'île de La Réunion : Etude phytoécologique et phytosociologique*, Thèse de Doctorat, Université d'Aix-Marseille, France : 362 p.

CARLQUIST, S., 1974.– *Island biology*, Columbia University Press, New York : 660 p.

CARLQUIST, S., 1980.– *Hawaii a natural history, geology, climate, native flora and fauna above the shoreline*, 2nd edition, for the Pacific Tropical Botanical Garden, SB Printers, Honolulu, Hawaii : 468 p.

CHEKE, A.S., 1987.– An ecological history of the Mascarene Islands, with particular reference to extinctions and introductions of land vertebrates. *In* : DIAMOND, A.W. (ed.), *Studies of Mascarene island birds*, Cambridge University Press, Cambridge, U.K. : 5-89.

CHEVALIER, L., 1979. — *Structures et évolution du volcan du Piton des Neiges (île de La Réunion), leurs relations avec les structures du Bassin des Mascareignes, Océan Indien occidental*, Thèse de 3ème cycle, Université scientifique et médicale de Grenoble : 187 p.

CUDDIHY, L.W. & STONE, C.P., 1990.– *Alteration of native hawaiian vegetation, effects of human, their activities and introductions*, University of Hawaii Cooperative National Park Resources Studies Unit, Honolulu, Hawaii : 138 p.

DEFOS DU RAU, J., 1960.– *L'île de la Réunion*, Bordeaux : Institut de Géographie : 726 p.

GENTRY, A.H., 1986.– Endemism in Tropical versus Temperate Plant Communities. *In* : SOULÉ, M.E. (ed.), *Conservation biology, the science of scarcity and diversity,* Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts : 153-181.

GENTRY, A.H., 1988.– Tree species richness of upper Amazonian forests. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 85 : 156-159.

GENTRY, A.H., 1990.– *Four neotropical rainforests*, Yale University Press, U.S.A. : 627 p.

GUÉHO, J., 1988.– *La végétation de l'île Maurice*. Editions de l'Océan Indien, Mauritius : 57 p.

HAMMAN, O., 1990.– Research and management in the Galapagos : some botanical considerations. *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.* 32 : 5-10.

I.N.S.E.E., 1992.– Tableau économique de La Réunion. Edition 92/93, Direction Régionale de La Réunion, St-Denis : 199 p.

JOHNSON, T.H. & STATTERSFIELD, A.J., 1990.– A global review of island endemic birds. *Ibis*, 132 : 167-180.

KIRK, D.A. & RACEY, P.A., 1992.– Effects of the introduced black-naped hare *Lepus nigricollis* on the vegetation of Cousin Island, Seychelles and possible implications for avifauna. *Biol. Conserv.*, 61 : 171-179.

LAWESSON, J.E., 1990.– Alien plants in the Galapagos Islands, a summary. *Monogr. in Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.* 32 : 15-20.

LAWTON, R.O. & PUTZ, F.E., 1988.– Natural disturbance and gap-phase regeneration in a wind-exposed tropical cloud forest. *Ecology*, 69(3) : 764-777.

LOOPE, L.L. & MUELLER-DOMBOIS, D., 1989.– Characteristics of invaded islands, with special reference to Hawaii. *In* : DRAKE, J.A., DI CASTRI, F., GROVES, F., KRUGER, R. & MOONEY, H.A. (eds.), *Biological invasions : a global perspective*, SCOPE, John Wiley & Sons : 257-280.

LOOPE, L.L., HAMANN, O. & STONE, C.P., 1988.– Comparative conservation biology of oceanic archipelagoes, Hawaii and the Galapagos. *BioScience*, 38(4) : 272-282.

LORENCE, D.H., & SUSSMAN, R.W., 1988.– Diversity, density, and invasion in a mauritian wet forest. *Monogr. in Syst. Bot.Missouri Bot. Gard.* 25 : 187-204.

LOUGNON, A., 1970.– *Sous le signe de la tortue, voyages anciens à l'île Bourbon (1611-1725)*, 4ème éd. 1992, Azalées Editions, Saint-Denis, La Réunion : 284 p.

MACDONALD, I.A.W. & JARMAN, M.L., 1985.– *Invasive alien plants in the terrestrial ecosystems of Natal, South Africa*, South African National Scientific Programmes Report 118, CSIR, Pretoria, South Africa : 88 p.

MACDONALD, I.A.W., THEBAUD, C., STRAHM, W.A. & STRASBERG, D., 1991.– Effects of alien plant invasions on native vegetation remnants on La Réunion (Mascarene Islands, Indian Ocean). *Env. Conserv.*, 18 : 51-61.

MUELLER-DOMBOIS, D. & LOOPE, L.L., 1990.– Some unique ecological aspects of oceanic island ecosystems. *Monogr. Syst. Bot..Missouri Bot. Gard.* 32 : 21-28.

RAUNET, M., 1991.– *Le milieu physique et les sols de l'ile de La Réunion, conséquences pour la mise en valeur agricole*, CIRAD, St-Denis, la Réunion : 438 p.

RIVALS, P., 1952.– *Etude sur la végétation naturelle de l'île de La Réunion*, Thèse, Université de Toulouse, France : 214 p.

ROBERT, R., 1986.– *Climat et hydrologie à La Réunion, étude typologique,* étude *régionale de l'alimentation et de l'écoulement.*, Thèse d'Etat, Université de Montpellier III, France : 438 p.

SCHERER, A., 1980.– *Histoire de La Réunion*, Que sais-je 1164, Paris, Presses Universitaires de France, 3ème ed. 1989, n°1846.

SMITH, C.W., 1985.– Impact of alien plants on Hawai'i's native biota. *In* STONE, C. P. & SCOTT, J. M. (eds.), *Hawai'i's terrestrial ecosystems : preservation and management*, University of Hawaii Press for University of Hawaii Cooperative National Park Resources Studies Unit, Honolulu : 180-250.

SMITH, C.W., 1989.– Non-Native Plants. *In* : STONE, C. P. & STONE, D. B. (eds.), *Conservation Biology in Hawai'i*, University of Hawaii Press, Honolulu : 60-68.

STRAHM, W., 1993.– *The conservation and restoration of the flora of Mauritius and Rodrigues*. PhD thesis, University of Reading.

STRASBERG, D. & LEPART, J., (en prép.).– Plant succession on the volcanic lava flows of the Piton de La Fournaise (La Réunion island, Indian Ocean).

STRASBERG, D., FALOYA, V. & LEPART, J., 1995.– Patterns of tree mortality in an island tropical rain forest subjected to recurrent windstorms. *Acta Oecol.* 15(2).

STRASBERG, D., FIGIER, J. & THÉBAUD, C., 1994.– L'importance de la fragmentation et des invasions biologiques dans la dynamique de régénération de la forêt réunionnaise. *In* : BOUGUERRA, M.L. & COUDRAY, J. (eds.), *Environnement en milieu tropical*, CIRUI-SEF, AUPELF-UREF : 195 p.

STRASBERG, D. & THÉBAUD, C., 1992.– Lack of native plant community recovery following disturbance on a tropical oceanic island : evidence from La Réunion, Mascarene islands. *Bull. Ecol. Soc. Am.*, suppl. 73(2) : 123.

STRASBERG, D., 1994.– *Dynamique des forêts tropicales de l'île de La Réunion, processus d'invasion et de régénération sur les coulées volcaniques*, Thèse de Doctorat, Université de Montpellier II : 178 p.

STRASBERG, D., (sous presse).– Diversity, size composition and spatial aggregation among trees on a 1-ha rainforest plot at la Réunion. *Biodiv. and Conserv.*

THÉBAUD, C., 1989.– *Contribution à l'étude des plantes étrangères envahissantes à l'île de La Réunion*, Rapport, Conseil Régional de La Réunion : 49 p.

VAUGHAN, R.E. & WIEHE, P.O., 1941.– Studies on the vegetation of Mauritius III : the structure and development of the upland climax forest. *J. Ecol.*, 29 : 127-160.

VITOUSEK, P.M., 1988.– Diversity and biological invasions of oceanic islands. *In* : WILSON, E. O. (ed.), *Biodiversity*, National Academy Press, Washington DC : 181-189.

Source : MNHN

VITOUSEK, P.M., LOOPE, L.L. & STONE, C.P., 1987.– Introduced species in Hawaii : biological effects and opportunities for ecological research. *TREE*, 2(7) : 224-227.

WAGNER, W.L., HERBST, D.R. & SOHMER, S.H., 1990.– *Manual of the flowering plants of Hawaii.*, Bishop Museum Special Publication 83, University of Hawaii Press, Bishop Museum Press, Honolulu : 1853 p.

WEAVER, P.L., 1986.– Hurricane damage and recovery in the mountane forests of the Luquillo Mountains of Puerto Rico. *Carib. J. Sci.*, 22(1-2) : 53-70.

WHITMORE, T.C., 1990.– *An introduction to tropical rain forests*, Oxford University Press, New York : 226 p.

ENGLISH ABRIDGED VERSION

The biological diversity of tropical oceanic islands is severely threatened by the invasion of introduced plant species, spreading rapidly in native communities where it can form monotypic stands (SMITH 1985, BROCKIE *et al.*, 1988, MUELLER-DOMBOIS & LOOPE 1990). Biological invasions result from an interaction between introduced species and the dynamics of invaded native communities. The purpose of this paper is to present the main results of my thesis on alien plant invasions and tropical rain forest dynamics on lava flows, on La Réunion in the Mascarene archipelago, where population and community biology have been poorly documented. Biotic characteristics of La Réunion are briefly summarized, then I synthetize the main results from field surveys of alien plants invading the various native plant communities. Thereafter, patterns of diversity and structure are described from a study of a lowland tropical rain forest more or less frequently submitted to windstorms and volcanic eruptions. The effects of these two major natural disturbances on forest dynamics and alien plant development are then analyzed.

The study area is situated at 21°06' latitude and 55°32' longitude in the south-east corner of the island on the slopes of the Piton de La Fournaise, one of the most active volcano in the world (BACHELERY 1981). Mean annual rainfall is 4000 mm in this area. Tropical windstorms with variable intensities frequently occur in the summer (november to april). Firinga in 1989 was the last intense cyclone with windburst over 200 km/h that strongly damaged the island. Like in almost all occupied tropical oceanic islands, lowland native forests on La Réunion were reduced by human activities in the last three centuries. However it remains 30 % of the original native vegetation cover (RAUNET 1991), while native biotas on neighbouring islands, Mauritius or Rodrigues, are almost extinct (GUÉHO 1988). The survival of intact Mascarene ecosystems depends on adequate conservation in La Réunion.

Our field survey indicated that human-disturbed sites, outside remnant native ecosystems, are dominated by dense stands of alien plants. Nevertheless, at least 62 alien plant species are found capable to colonise without human disturbances, almost intact native forests (MACDONALD *et al.*, 1991). The most frequent and abundant invaders are the strawberry guava, *Psidium cattleianum* and the bramble, *Rubus alceifolius*, which show detrimental effects also in Mauritius rain forests (STRAHM 1993).

The diversity and structure of the lowland tropical rain forest was studied in a one-hectare permanent plot on a lava flow, at least four centuries old (STRASBERG in press). A total of 1079 individuals of dbh ≥ 10 cm, including at least 40 tree species, were mapped, measured and identified. Alien plants constitute only 5 % of tree species richness and less than 2 % of the total number of indiviudals. The plot is rich in tree species compared with equivalent areas in other oceanic island rain forests, but it remains lower than tree species diversity measured on the continent. Conversely, tree density and basal area measured at Marelongue are much higher than that found in continental lowland tropical rain forests.

In this natural rain forest community, we predicted that tropical storms, frequent in the Mascarene Islands, may have an important effect on forest dynamics with most dead or dying trees being snapped or uprooted as a consequence of the strong winds. The study of tree mortality in the 1-ha permanent plot showed two major patterns : first, a large number of dead trees (264) belonging to a large number of species (17) was found in the permanent plot (STRASBERG *et al.*, 1995); second, for most species, a high proportion of standing dead trees and a low proportion of snapped or uprooted were observed. Patterns of tree mortality seem poorly affected by windstorms and create small-scale disturbances with very limited opening in the forest canopy.

The low level of alien plant invasion in this island forest community can partly be explained by its resistance to hurricane effects and the maintenance of its species richness. However, the long term survival of these habitats is threatened by the consequences of fragmentation combined with alien plant invasions after large scale disturbances produced by volcanic eruptions. Our results of primary succession study on a chronosequence of four recent lava flows (14, 29, 47, 59 years old) show that native wind-dispersed species dominate earliest pioneer stages but become replaced later, by alien bird-dispersed species (STRASBERG & LEPART in prep.). Dominant fleshy-fruited tree species in the forest remnants are virtually absent from the lava flows. Long term forest succession processes appear to be strongly modified by fleshy-fruited alien plant invasion.

Source : MNHN

RÉSUMÉS DE THÈSES

Jean JOACHIM.– ***Populations et dialectes du Pinson des arbres*** **Fringilla coelebs** ***dans le Grand Sud-Ouest de la France.*** **156 pages. Thèse de doctorat de l'Université Paul Sabatier, Toulouse III, soutenue le 12 janvier 1995. Jury : J. LAUGA, Président, C. ERARD, rapporteur, R. PRODON, rapporteur, J. BLONDEL, B. FROCHOT, F. SPITZ, examinateurs.**

La réflexion développée a pour but d'augmenter notre connaissance actuelle des effets biologiques du morcellement des biotopes sur les êtres vivants. Si ces effets sont maintenant bien documentés au niveau des communautés, nous manquons encore de données à une échelle populationnelle. En effet, comment une espèce arrive-t-elle à se maintenir dans une région donnée, malgré un fractionnement en groupes plus ou moins isolés des individus qui la représentent ? Une telle problématique est en général abordée au moyen d'études génétiques très lourdes, menées sur de petits territoires et un nombre restreint d'individus. L'ambition du présent travail était d'étudier une grande région et un grand nombre d'individus afin de maximiser les chances d'obtenir une image fiable de la réalité. Utiliser pour ce faire les dialectes connus chez certaines espèces d'oiseaux paraissait être une idée originale, pouvant intégrer plusieurs niveaux de perception :

Problèmes

1) Tous les êtres vivants doivent s'adapter au morcellement moderne et généralisé des biotopes. De nombreux travaux récents tentent d'analyser et de modéliser les répercussions de la fragmentation des paysages sur les communautés.

2) Ce morcellement sépare aussi des sous-populations au sein d'une même espèce. Certaines de ces sous-populations, trop isolées et regroupant un petit nombre d'individus sont en déclin, voire s'éteignent, tandis que les grands noyaux de population se maintiennent de façon plus ou moins pérenne. Un stade intermédiaire peut être défini lorsque plusieurs petits noyaux de population interconnectés sont démographiquement viables à moyen ou long terme par le jeu de colonisations-extinctions dans les fragments de biotope favorables disponibles. On parle alors d'une "métapopulation".

3) Les études portant sur les populations (et sous-populations) sont encore relativement peu nombreuses. C'est en grande partie dû au fait qu'il est délicat de caractériser une sous-population dans son ensemble. Le moyen le plus couramment utilisé est l'étude des constantes génétiques de la population. Une alternative, ou tout au moins une approche différente sur certains problèmes, pourrait être envisagée :

Hypothèses :

1) Les nombreuses particularités locales dans le chant de certaines espèces d'oiseaux sont-elles liées à l'existence de sous-populations ?

2) Dans l'affirmative, peut-on utiliser ces "dialectes" pour diriger un suivi populationnel, afin de tester en nature les divers modèles proposés dans la littérature ?

C'est le Pinson des arbres qui a été choisi comme modèle afin de tester ces hypothèses. Ceci pour de multiples raisons : espèce philopatrique qui possède un dialecte vrai. Son chant en général appris dans la première année de vie ne pourra plus changer, il est "cristallisé". La situation régionale du pinson, en limite biogéographique, l'amène à ne fréquenter que son habitat optimal : la forêt sous toutes ses formes. Ses dialectes sont décrits dans une abondante littérature. Chaque individu possède de 1 à 6 phrases à son répertoire. Un dialecte se compose d'une trentaine de chants répartis à raison de 1 à 6 phrases par individu dans la population. En fait, de 5 à 7 chants sont largement répandus, les autres sont qualifiés de rares.

Zone d'étude

Pour toucher un maximum de dialectes dans la grande région toulousaine, un vaste secteur devait être échantillonné. Localiser les populations plus ou moins isolées de pinsons, phénomène pouvant donner naissance à des dialectes, était alors nécessaire. Un précédent travail avait utilisé les techniques de traitement d'images afin de modéliser l'incidence des espèces forestières (et donc parmi elles, celles du pinson) dans la vallée de la Garonne autour de Toulouse ; voici son principe : chaque élément d'une image satellitaire (ou pixel) est d'abord traité afin de vérifier s'il correspond ou non à une zone forestière. Le résultat simplifié de ce premier traitement fait apparaître une image binaire, une grille, où chaque élément de l'image est classé en "forêt" ou "non forêt". Biologiquement parlant, un élément d'image peut être classé "forêt", mais se trouver isolé dans un secteur non boisé. Il n'aura alors que très peu de chances d'être colonisé par des espèces forestières. Sa "valeur" biologique forestière sera ainsi moindre que celle d'un élément d'image classé non forestier, mais perdu au milieu d'une zone forestière. Pour notre propos, la démarche suivante a été adoptée : on a attribué la valeur 200 à chaque pixel classé forestier, et la valeur 0 à chaque pixel reconnu non forestier. Cette image a ensuite été filtrée par un balayage d'une large fenêtre carrée. Une valeur moyenne prenant en compte la totalité des pixels de la fenêtre a été attribuée au pixel central. Le résultat de l'opération est une image numérique, lissée, qui donne une mesure du potentiel biologique forestier d'un secteur, en tenant compte de son environnement. On parlera dans ce qui suit de "potentiel sylvatique" (= potentiel biologique forestier) du secteur considéré. La mise en relation du potentiel sylvatique avec des points d'écoute, effectués dans des zones à potentiel varié, permet de cartographier assez précisément la probabilité d'occurrence (ou incidence) de plusieurs espèces forestières dans le secteur étudié, et tout particulièrement du pinson. Dans le secteur de la Garonne toulousaine, quelques noyaux à forte probabilité d'occurrence se distinguent dans un désert relatif... Plusieurs vérifications sur le terrain par sondages "points d'écoute" ont alors montré la bonne tenue des prévisions du modèle avec une très forte corrélation entre prédictions et vérifications de terrain. Une généralisation de ce principe au Grand SW, permettait de localiser les zones de forte présence du pinson à l'échelle régionale.

Source : MNHN

L'échantillonnage dialectal à été effectué à trois niveaux de perception, directement liés à la biologie du pinson :

• Un premier niveau, le niveau régional devait permettre d'abord, de vérifier l'existence de dialectes dans le GSW, puis de cartographier de façon presque exhaustive ces dialectes. Le secteur prospecté avait pour bornes approximatives, le plomb du Cantal, et les Cévennes (Massif Central), Mimizan (Landes), ainsi que le Néouvielle et le Canigou (Pyrénées). Les secteurs de probabilité d'occurrence supérieurs à 0,5 et qui présentaient un certain degré d'isolement ont été jugés à priori favorables à l'émergence d'un dialecte et ont alors été sondés. Les grandes zones homogènes l'ont été en plusieurs points pour voir les éventuelles différences. Enfin, certains secteurs ont été sondés à plusieurs années d'intervalle pour juger de la stabilité ou de la dérive d'un dialecte.

• Un niveau local, où tous les boisements importants ont été sondés, quelle que soit la valeur connue de l'incidence potentielle. Le but de cet échantillonnage, localisé dans une zone très faiblement boisée, était de voir d'abord si une différenciation dialectale était possible à une échelle locale, lorsque le morcellement forestier était très avancé, ensuite, de localiser dans les boisements situés dans les zones de faible incidence du pinson ce que l'on pourrait appeler des secteurs d'influence des noyaux dialectaux. Ce secteur est en gros limité par les villes de Moissac (Tarn et Garonne) au NW, Castelnau de Montmiral (Tarn), au NE, Montgiscard (Haute-Garonne) au SE et Saint Lys (Haute-Garonne) au SW.

• Enfin, un niveau qualifié de territorial, car il vise la dynamique de l'occupation d'un territoire par un individu. Des secteurs-tests ont été choisis dans des zones à forte, moyenne et faible densité de pinsons. L'objectif de ces relevés était de mesurer localement tous les types de changement pouvant intervenir d'une année à l'autre.

Dans chaque forêt échantillonnée, au moins 15 à 20 pinsons différents ont été enregistrés chacun pendant une vingtaine de minutes (20 mn de chant effectif), afin de balayer l'ensemble du répertoire individuel, généralement composé de plusieurs chants. Deux couples devaient être caractérisés : le couple individu-localisation géographique et le couple individu-répertoire. Les premiers essais d'enregistrement ont eu lieu au printemps 1987 et ont servi pour la mise au point du protocole d'enregistrement et de dépouillement des enregistrements de terrain. De 1988 à 1992, 859 pinsons régionaux différents, ont ainsi été enregistrés (soit en gros 50 000 chants).

Traitement du son

La numérisation d'un son permet d'en faire des représentations graphiques. Les études sur les chants des oiseaux ont souvent utilisé des mesures manuelles sur les sonagrammes, mais l'ampleur du travail à effectuer ici à amené la recherche de mesures automatiques. Pour ce faire, on a surtout étudié de manière quantitative les différences de composition spectrale des signaux. La transformation spectrale du signal sonore consiste à faire disparaître le temps de la représentation, grâce à une série de transformées de Fourier. On obtient un spectre de puissance, sur 32 harmoniques, d'un chant de pinson qui est simplifié en une série de 32 variables. Chacune d'entre elles mesure la puissance globale émise par l'oiseau durant le chant, sur 32 bandes de fréquence allant de 0 à 11 kHz. (Le nombre 32 est apparu, à l'usage, comme un bon compromis entre la résolution fréquentielle et l'estimation statistique. Cette simplification a cependant induit un problème : les "synonymes spectraux". Des chants différents peuvent être crédités du même spectre. C'est gênant pour les calculs car cette synonymie affecte 20 % des chants de notre banque de données ! Repérer ces synonymes a été possible grâce à une CAH optimisée. Un regroupement en 200 classes d'individus reconnus voisins a facilité la lecture de nos 1800 sonagrammes !

Résultats

Les résultats de l'analyse des données sont présentés à deux niveaux de perception : un niveau régional ou populationnel, abordé par l'étude des dialectes, et un niveau territorial ou individuel, mis en évidence par l'étude des répertoires individuels dans les parcelles tests.

• Niveau régional ou populationnel :

La distribution des chants de quelques foyers présumés sur le premier plan de l'Analyse en Composantes Principales parait assez confuse, Mais malgré un très fort chevauchement, des différences sont déjà sensibles au niveau d'une méthode neutre comme l'ACP. De cette première approche on peut conclure que des variantes sont en effet associées au chant, mais que la discrimination des foyers potentiels est insuffisante. L'hypothèse dialectale, avec variante géographique associée, doit être testée avec d'autres méthodes : les analyses discriminantes, qui augmentent les contrastes. La fonction discriminante quadratique calculée, séparant les points d'une même origine géographique, s'est révélée très performante. Le tableau résultant discrimine quasi parfaitement tous les chants d'origine connue. Souvent, le problème des synonymes spectraux s'est révélé gênant, notamment dans la classification dialectale de secteurs boisés dépendant de noyaux dialectaux voisins. La décision est finalement le résultat d'un faisceau d'analyses : D'abord, une ACP sur les 32 harmoniques, ensuite une CAH optimisée pour localiser les synonymes spectraux, une Analyse Discriminante pour l'individualisation des groupes, enfin, la décision de validation ou invalidation de ces groupes était prise sur les résultats comparés des trois analyses. Ces analyses ont fourni une cartographie des dialectes rencontrés dans le Grand SW français, avec trois grands groupes, des "super dialectes" fondamentalement différents, qui ne possèdent aucun chant commun :

1) Le groupe du Massif Central (il regroupe le Quercy, le plateau de Millevaches, le Cantal et les Cévennes) ;

2) Le groupe pyrénéen (ce complexe très varié, semble avoir donné naissance au noyau de la plaine garonnaise autour de Toulouse)

3) Le groupe des Landes.

L'identification dialectale des individus a permis la visualisation de déplacements notables dans la grande région étudiée. Chose remarquable, ces déplacements de longue distance ont toujours été repérés dans des secteurs à faible potentiel sylvatique ! Ainsi, on peut dire que les dialectes sont une réalité spatiale que l'on a constatée sur le terrain. Certains de ces dialectes, géographiquement proches, sont très différenciés, d'autres, géographiquement plus éloignés, peuvent être très apparentés. La fragmentation en sous-populations de l'ensemble

Source : MNHN

des pinsons du sud-ouest n'est donc pas un phénomène régulier dans l'espace, mais paraît lié au fractionnement du biotope du pinson : la forêt. Les rapports entre individus et habitat sont approchés plus finement dans nos 77 secteurs tests.

Dimension individuelle de la reconnaissance du répertoire.– Les suivis temporels avaient pour but de relever trois types de changements potentiels : un renouvellement spécifique, un renouvellement dialectal et un renouvellement individuel.

Nous avons vu que le répertoire est l'ensemble des différents chants appris par un même individu. Les pinsons régionaux possèdent un répertoire individuel moyen de 2,1 chants (pour des extrêmes compris entre 1 et 6 chants). Sur les 859 pinsons enregistrés dans le Grand sud-ouest de 1988 à 1992, et déduction faite des mêmes individus enregistrés lors de printemps différents, seuls 12 présentaient des répertoires identiques après extraction de leurs chants respectifs des enregistrements de terrain. La séquence des chants utilisés, différente d'un individu à l'autre et accessible sur les enregistrements bruts, pouvait cependant permettre une identification individuelle, de même que l'examen attentif des sonagrammes.

Les relevés sur secteurs-tests donnent les résultats suivants lorsque l'on considère les divers types de renouvellement par rapport au potentiel sylvatique :

- l'incidence est voisine de celle obtenue au niveau régional par le modèle,
- le taux de colonisation augmente régulièrement avec le potentiel sylvatique,
- le taux d'extinction est maximal dans les faibles valeurs du potentiel sylvatique,
- le taux de renouvellement dialectal par des dialectes distants est lui aussi maximal dans les valeurs faibles du potentiel sylvatique,
- le taux de renouvellement dialectal par des dialectes voisins se situe dans les valeurs moyennes du potentiel sylvatique,
- la rémanence individuelle sur plusieurs années n'est constatée que sur des valeurs fortes du potentiel sylvatique,
- enfin la colonisation systématique d'un boisement n'apparaît qu'à des fortes valeurs du potentiel sylvatique.

La relation renouvellement/Potentiel Sylvatique.– Elle permet par extrapolation de localiser cartographiquement les secteurs favorables aux événements dynamiques constatés dans les secteurs-tests : par exemple la zone d'extinction maximale dans le secteur central : entre les noyaux dialectaux (populationnels) stables, le flux des individus est maximal pour les valeurs 10 à 35 du potentiel sylvatique, soit dans les secteurs peu boisés. Les renouvellements dialectaux sont sensibles (maximaux) entre les valeurs 20 et 75 du potentiel sylvatique. La stabilité dialectale est la règle au-delà de la valeur 80 du potentiel, tandis que les renouvellements dialectaux par des dialectes* distants (non voisins) sont maximaux, comme rejetés dans les secteurs à faible potentiel sylvatique. Tout se passe comme s'il existait une sorte de "prime à la proximité" pour les colons issus de noyaux populationnels denses. Les pinsons d'appartenance dialectale voisine pouvant s'installer dans des milieux en principe plus favorables (potentiel sylvatique moyen) que les oiseaux d'origine lointaine, rejetés dans les milieux les plus pauvres.

Conclusion

Tous ces résultats sont un test grandeur nature sur une grande région des théories populationnelles actuelles "sources-puits" : le concept de base pourrait être résumé ainsi : les noyaux populationnels à forte densité et démographiquement excédentaires nourrissent par leurs surplus les zones moins favorables, démographiquement déficitaires, où l'espèce est plus rare et ne pourrait se maintenir sans cet apport. Les noyaux "sources", à habitat présumé optimal, sont entourés d'un halo plus ou moins large où l'espèce est présente dans des milieux suboptimaux ("puits"). La densité de population et la distance de dispersion, dynamiquement variables par rapport au noyau-source, seraient le reflet des variations de productivité de ce noyau.

Un concept voisin de celui de "métapopulation" dérive de la notion d'hétérogénéité spatio-temporelle : une métapopulation est l'ensemble des sous-populations interconnectées d'un même voisinage dont certaines peuvent être en déclin, voire s'éteindre localement et temporairement, tandis que d'autres, démographiquement excédentaires, réalimentent les premières. La survie à long terme d'une métapopulation est assurée par la dynamique des extinctions-recolonisations locales, favorisée par les connexions entre fragments de biotope. Les zones démographiquement excédentaires sont appelées "sources" ; un parallèle peut être fait avec les noyaux dialectaux. Les zones démographiquement déficitaires sont appelées "puits" ; un parallèle peut aussi être fait avec les secteurs de flux maximaux et de renouvellement dialectal.

SANCHEZ-LAMOTTE Coralia.– ***Recherches sur les Hyménoptères Sphécides de l'Ile de Cuba*****. Thèse de Doctorat du Muséum National d'Histoire Naturelle (213 p., 40 tab., 22 fig., 71 cartes), soutenue le 21 décembre 1994 au MNHN, Paris. I.- Jury : J. BITSCH, P. BLANDIN, Cl. CAUSSANEL, Ph. DREUX, D. LACHAISE, G. NONVEILLER, J. WEURLESSE.**

Bien que ne renfermant au total que 76 espèces actuellement décrites, les Sphécides présents à Cuba, qui appartiennent à 7 sous-familles et à 15 tribus, constituent un échantillon très représentatif de la famille. On y trouve en effet les divers types de nids, les divers comportements de chasse, les divers types de proies, qui caractérisent l'ensemble des espèces de ce groupe, répandues sur toute la surface du globe. L'étude de la faune de Cuba fournit ainsi à elle seule un panorama de la biologie si exceptionnelle et si variée de ces Hyménoptères.

Malgré la bonne capacité de déplacement des Sphécides, nombre de leurs espèces - 38 - sont des endémiques de Cuba ; parfois même certaines semblent localisées à une partie de l'île, mais peut-être est-ce le fait de prospections insuffisantes.

L'étude menée sur le terrain de 1985 à 1991 a permis d'analyser plus spécialement les mœurs des Sphécides terricoles, c'est-à-dire ceux qui creusent leur nid dans le sol. Un groupe d'espèces a été plus particulièrement suivi, ce qui a permis de mettre en évidence les diverses structures de leurs nids, la façon dont elles collectent leurs proies, les transportent jusqu'à leur nid et y pondent leurs œufs.

Source : MNHN

On a pu ainsi préciser le degré de spécificité de leur régime alimentaire, la plupart des formes se limitant dans leurs chasses à un ordre ou même une seule famille d'insectes ou d'araignées.

Les nids sont eux aussi de types divers, les uns creusés dans le sol, les autres placés dans des cavités préexistantes, les uns à une seule cellule, les autres à plusieurs, avec une proie par cellule ou au contraire un certain nombre. L'approvisionnement peut lui-même se faire de façon massive ou au contraire de façon progressive.

Le transport des proies se fait le plus souvent au vol. Seules certaines espèces primitives les traînent sur le sol. Selon les espèces, des techniques diverses sont utilisées pour maintenir la proie : avec les pattes ou avec les mandibules. Durant l'approvisionnement le nid peut rester ouvert ou au contraire être obturé provisoirement.

Une analyse suivie a été faite d'une communauté locale comprenant 17 espèces de Sphécides nidifiant côte à côte : *Sceliphron assimile, Trypoxylon subimpressum, Tachysphex antillarum, Sphex jamaicensis, Liris luctuosus dahlbomi, Liris sp., Prionyx thomae, Bicyrtes spinosa, Astata unicolor, Ochleroptera jamaica, Hoplisoides ater, Stictia signata, Bembix americana antilleana, Oxybelus analis, Cerceris cerverae, Cerceris cubensis* et *Philanthus banabacoa.*

Cette étude, jointe à celle de nombreux autres sites de l'île, a fourni l'occasion de réunir un grand nombre de données non seulement sur les proies, mais aussi sur les compétiteurs éventuels, les prédateurs, les parasites et tout spécialement les cleptoparasites. On appelle ainsi les espèces - d'Hyménoptères et surtout de Diptères - qui détournent la nourriture des larves de Sphécides. Ces mouches (Sarcophagidae : Miltogramminae, Sarcophaginae) constituent un groupe de parasites non spécifiques qui sont présents en abondance dans toutes les aires habitées par des nidificateurs dans le sol, attaquant indistinctement tous les nids de guêpes solitaires. La sous-famille Miltogramminae est connue par ses habitudes cleptoparasites, tandis que certaines espèces de Sarcophaginae, sans être cleptoparasites, ont été néanmoins citées comme associées à des Hyménoptères. L'espèce *Senotainia rubriventris* est apparue comme la mouche la plus répandue et la plus abondante dans toutes les localités échantillonnées.

Cette étude des cleptoparasites a été l'occasion d'étudier la manière dont les diverses espèces de Sphécides tentent de se débarrasser de ces hôtes indésirables. La femelle qui est suivie par une mouche cleptoparasite peut effectuer des vols pour détourner l'attention, s'arrêtant sur le sol, immobile. Elle peut aussi voler dans la végétation environnante, ou encore alterner des phases d'immobilité et des vols de courte durée en faisant des bonds près du nid. Pendant la chasse, le nid du Sphécide peut être provisoirement obturé pour éviter l'entrée d'intrus. Certaines espèces creusent des nids de repos où elles ne déposent pas de proie ; il arrive que des parasites y pondent leurs larves au lieu de les déposer dans les vrais nids où se trouvent les proies.

Beaucoup de nids sont néanmoins parasités et le cleptoparasitisme est l'un des principaux mécanismes régulateurs de la dynamique des populations de Sphécides.

Divers auteurs pensent qu'une densité importante de nids sur une surface limitée diminue la pression des cleptoparasites sur chacun d'eux, ce qui expliquerait la tendance au groupement des nids.

Outre les cleptoparasites, il existe aussi de vrais parasites qui, eux, se développent aux dépens de la larve même, ou de l'œuf, du Sphécide. Ce sont essentiellement des Hyménoptères.

Une particularité intéressante des Sphécides terricoles est le fait que certains sites rassemblent un nombre considérable de nids. L'un d'eux, la Fosforita, a fait l'objet d'une étude poussée durant quatre années successives. Il abrite, sur 3500 m² seulement, les nids de quinze espèces différentes. Outre la moisson de renseignements fournis sur la biologie et la nidification de chacune de ces espèces, les observations faites dans ce site ont permis d'analyser les modalités de la coexistence de ces diverses formes.

Par delà l'uniformité apparente déterminée par le régime entomophage des différentes espèces, l'analyse a montré dans le choix des proies une spécificité pouvant diminuer considérablement la concurrence : la plupart des espèces de Sphécides présente dans la communauté de la Fosforita se limitaient à la capture de proies appartenant à un seul ordre, parfois même à une seule famille. Lorsque certaines sont plus éclectiques, une différence est apportée par la taille des proies ou encore par le fait que celles-ci sont des adultes ou au contraire des immatures, ou de sexe différent. Une séparation supplémentaire des niches est apportée par le cycle saisonnier, qui diffère selon les espèces.

Ainsi se trouve délimitée pour chaque espèce une niche relativement distincte de celles des autres, ce qui peut favoriser la coexistence de nombreuses espèces pourtant voisines.

Laurent-Roland LANGLADE.– ***Dynamique de colonisation de la végétation pionnière des bancs de galets en rivière*****. 226 p. Thèse de Doctorat de l'Université Paul Sabatier, Toulouse III, Centre d'Ecologie des Systèmes Fluviaux, soutenue le 22 décembre 1994. Jury : J. CAPBLANCQ, président, J. C. LEFEUVRE, rapporteur, G. PAUTOU, rapporteur, M. BARBERO, G. DURRIEU et H. DÉCAMPS, examinateurs.**

Le banc de galets de Monbéqui est situé sur la moyenne Garonne, secteur caractérisé par un étiage estival et des crues pouvant être violentes. De par sa position dans le lit mineur, ce banc subit des périodes de hautes eaux et des crues plus ou moins intenses, durables et espacées.

Sous l'effet de ces perturbations, le banc de galets peut être assimilé à une mosaïque changeante de taches végétales pionnières dont la dynamique est indissociable de celle de la topographie. Il est ainsi possible de caractériser ces taches par leur composition spécifique, mais aussi par la topographie et la granulométrie de leur substrat.

Une analyse plus poussée de cette végétation pionnière conduit à distinguer cinq communautés de : (i) bois riverains (saulaie-peupleraie), (ii) prairie, (iii) hélophytes et grandes herbes hygrophiles (eau stagnante), (iv) bord de cours d'eau (eau courante), (v) rudérales.

Au cours de ce travail, les principaux facteurs de la dynamique de la végétation pionnière ont été dégagés, à partir du suivi : de la dynamique des taches végétales sur l'ensemble du banc de galets durant une année, de la dynamique fine des communautés de bord de cours d'eau et de rudérales, de la dynamique de douze populations caractéristiques du secteur amont du banc le plus perturbé, durant deux années.

1. Les perturbations hydrologiques ont une influence primordiale sur la dynamique de la végétation pionnière, d'une part par l'intensité et la fréquence des crues, d'autre part par la période au cours de laquelle elles surviennent.

Source : MNHN

1.1. L'intensité et la fréquence des crues.– Deux gradients paraissent contrôler la dynamique des taches végétales pionnières à l'échelle du banc de galets : un gradient temporel d'intensité des perturbations hydrologiques et un gradient spatial d'exposition à ces perturbations. Ces deux gradients s'expriment par une variation des caractéristiques granulométriques du substrat qui oppose l'amont du banc, directement exposé aux crues, à granulométrie grossière, et l'aval du banc, plus protégé, à granulométrie fine.

L'amont du banc, où les crues remanient le substrat une ou plusieurs fois dans l'année, est essentiellement colonisé par les communautés de bord de cours d'eau et de rudérales. La dynamique de chacune de ces deux communautés s'inscrit dans une logique de remplacement intra-annuelle déterminée par les interférences existant entre le rythme des crues et celui des germinations et des cycles biologiques des espèces. L'aval du banc est essentiellement occupé par les communautés d'hélophytes, de prairie et de bois riverains (saulaie-peupleraie). Ces communautés sont plus stables, plus riches en plantes vivaces et marquent davantage les conditions d'habitat. Leur dynamique s'inscrit dans une logique de succession pluriannuelle.

La distribution de la richesse spécifique révèle également l'existence d'une augmentation amont-aval des potentialités du développment végétal pionnier le long du banc de galets.

1.2. La période de crue (analysée dans le secteur amont du banc).

(i) L'intervention d'une crue de fin de printemps assez intense (juin 1992) a détruit la plus grande partie de la couverture herbacée. Après avoir retardé le début du développement végétal estival, cette crue a créé les conditions d'une accélération de la poussée germinative, de l'accélération des stades phénologiques et de la maturation. Au premier rang de ces conditions figurent l'humidité du substrat et son enrichissement en limons. L'accélération du développement végétal affecte les deux communautés (bord de cours d'eau et rudérales) mais elle est plus remarquable dans la communauté de rudérales (en situation topographique basse seulement), dont la dynamique de colonisation estivale est généralement faible.

(ii) L'intervention d'une crue d'automne de forte intensité (octobre 1992) a détruit presque totalement la couverture herbacée et ses semenciers, imposant un repos végétatif de plusieurs mois. La communauté de bord de cours d'eau commence sa colonisation tardivement (avril) mais avec une forte dynamique, tandis que la communauté de rudérales amorce sa colonisation plus tôt (février) mais avec une faible dynamique. Dans les deux communautés, la richesse spécifique présente, dès le mois d'avril et durant l'été, des valeurs supérieures à celles qu'elle présente en l'absence de crue à l'automne précédent. Nous pouvons penser que la crue d'automne favorise un apport de propagules et de semences par balayage des rives et par remaniement de la banque de graines présente au sein du banc de galets.

(iii) Les deux types de crue (fin de printemps et automne) ont ainsi des conséquences distinctes sur la végétation pionnière. La crue de printemps, en période végétative, affecte surtout le déroulement des cycles biologiques. La crue d'automne, en fin de période végétative, affecte surtout la dissémination des propagules et, par suite, la richesse spécifique.

2. La situation topographique (analysée dans le secteur amont du banc de galets) est un facteur d'hétérogénéité susceptible de modifier l'influence des perturbations hydrologiques et l'impact du climat local sur la dynamique végétale. Elle est aussi liée à la granulométrie du substrat. La situation topographique induit deux contraintes principales : l'accroissement de la durée de submersion en site bas et l'accroissement de la sécheresse estivale en site haut.

(i) En l'absence de crue de printemps (1993), comme en l'absence de crue d'automne (hiver-printemps 1992), les deux communautés de bord de cours d'eau et de rudérales présentent en site bas, en raison de la durée de submersion, un retard de développement, une moindre densité, une moindre maturité et une moindre richesse spécifique qu'en site haut.

(ii) L'influence de la crue de fin de printemps est nuancée par la situation topographique : en site haut la colonisation est moins retardée qu'en site bas, mais assez retardée cependant pour qu'apparaisse, en août-septembre, une sévère contrainte de sécheresse. Contrairement à ce qui a été observé en absence de crue, les deux communautés de bord de cours d'eau et de rudérales réagissent différemment à la présence de crues :

• la communauté de bord de cours d'eau présente, en site haut, une densité peu différente (au stade adulte) mais une richesse spécifique plus faible, en août-septembre, qu'en site bas. Ceci est la conséquence de la phase de mortalité intervenant en août en site haut sous l'effet de la sécheresse.

• la communauté de rudérales présente, en site bas, une densité et une maturité plus fortes qu'en site haut, mais la richesse spécifique demeure plus faible qu'en site haut. Ainsi la crue renforce considérablement la dynamique de colonisation de la communauté en site bas, mais cette accélération du développement est dû à un petit nombre d'espèces capables de germer abondamment à cette période.

3. Les dépôts de litières et de limons. Des accumulations modérées de litière et de limon augmentent la densité du peuplement végétal pionnier, ainsi que sa diversité. Les accumulations optimales révélées par nos expériences atteignent 1200 g/m^2 pour les litières (pour une gamme variant entre 0 et 1200 g/m^2) et 1000 g/m^2 pour les limons (pour une gamme variant entre 0 et 1000 g/m^2). Nous avons pu montrer que l'influence de ces accumulations était sensible aux différentes étapes de la dynamique végétale annuelle : une phase de colonisation conduit à un maximum de plantes adultes, lui-même suivi par une phase de mortalité précédant une période de stabilité des densités que vient troubler une nouvelle phase de colonisation.

Les accumulations de limons paraissent plus favorables car elles retardent la phase de mortalité des plantes adultes et elles induisent une richesse spécifique maximale.

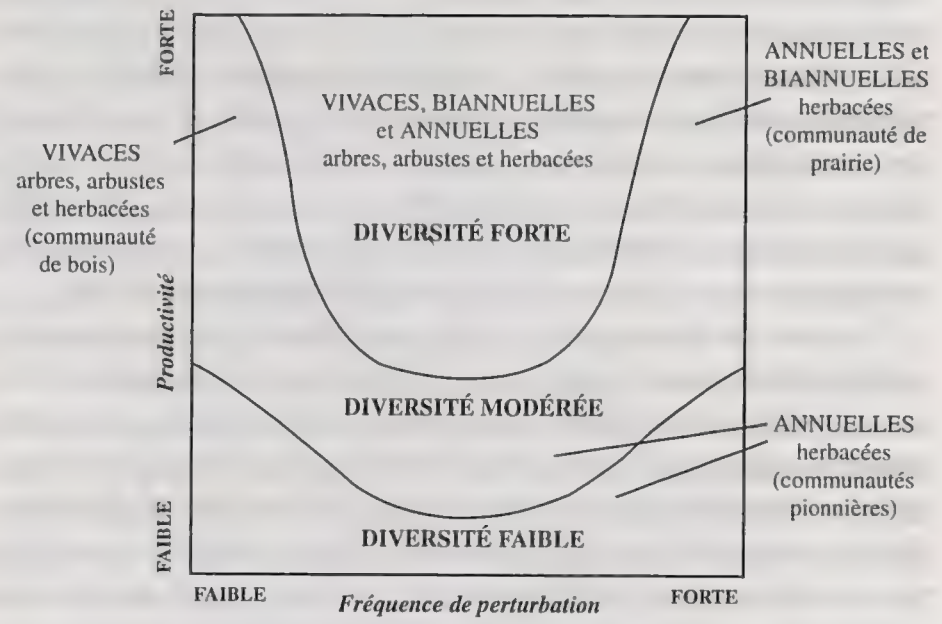
De fortes accumulations de litière et de limon affaiblissent la densité du peuplement, atténuant les phases de colonisation et de mortalité des plantes adultes. Les processus mis en œuvre semblent moins complexes dans le cas du limon que dans le cas de la litière.

Source : MNHN

Le limon agit essentiellement par sa capacité d'hydratation et de résistance à la dessication. Son accumulation favorise le développement du peuplement végétal pionnier, sauf lorsque, en présence de fortes accumulations, se forme une croûte de surface qui s'oppose aux levées de plantules. Cet effet de croûte est cependant réversible par réhydratation sous l'effet d'une période de pluies.

L'accumulation de litière favorise le développement du peuplement végétal pionnier par la création de micro-climats qui s'opposent à la dessication et à l'échauffement ainsi que par l'apport de nutriments. Elle défavorise ce développement par l'effet d'ombre et de barrière physique sur les levées de plantules ainsi que, probablement, par l'émission de phytotoxines.

Au total, la dynamique des peuplements pionniers du banc de galets paraît nettement plus favorisée par des accumulations de limons que par des accumulations de litières.



Relation entre la fréquence de perturbation, la productivité et les caractéristiques de la végétation riveraine

4. Les traits biologiques, dont la combinaison détermine les stratégies adaptatives des espèces, jouent un rôle important dans la dynamique de la végétation pionnière du banc de galets, ainsi que dans la distinction des deux types de communautés de bord de cours d'eau et de rudérales.

4.1. Les traits biologiques et la dynamique des populations.

(i) Les dates de germination des espèces annuelles exercent un contrôle majeur sur la dynamique des populations, en fonction de leur relation avec les dates des perturbations hydrologiques. C'est ainsi que l'adéquation des cycles biologiques à la période d'étiage conditionne la réussite des populations de *Chenopodium polyspermum*, *Echinocloa crus galli*, et *Portulaca oleracea*.

(ii) La préférence des espèces quant à la situation topographique et au substrat influence la dynamique des populations en accroissant localement leur densité : *Cyperus fuscus*, *Rorippa sylvestris*, *R. amphibia*, *Portulaca oleracea* en site bas ; *Chenopodium polyspermum*, *Xanthium strumarium subsp italicum* en site haut ; *Polygonum lapathifolium* sur substrat sableux. Ces préférences sont des facteurs d'hétérogénéité.

(iii) La capacité de résistance à la submersion stabilise certaines espèces vivaces par multiplication végétative (*Rorippa sylvestris*) ou par capacité de survivance par les organes souterrains pour les hélophytes (*Rorippa amphibia*).

(iv) La crue de fin de printemps (juin 1992) favorise certaines populations, notamment de rudérales capables de germer à cette période, en site bas. La crue crée les conditions d'une poussée plantulaire et d'une accélération des stades phénologiques (*Portulaca oleracea*).

(v) La crue d'automne (octobre 1992) a un impact sur les populations dont le cycle biologique est concentré sur l'étiage, en abrégeant la période d'étiage. Elle a un fort impact sur les populations d'hiver-printemps de l'année suivante.

4.2. Les traits biologiques et stratégies adaptatives des communautés

(i) La communauté de bord de cours d'eau connaît une grande réussite en raison des dates de germination des espèces annuelles, concentrées en fin de printemps et été. Ce trait biologique permet l'adéquation des cycles biologiques à la période d'étiage et un déroulement cohérent de ces cycles, en l'absence ou en présence de crue de fin de printemps. De plus, certaines espèces vivaces, notamment hélophytes, présentent des traits biologiques de résistance à la submersion. La communauté de bord de cours d'eau présente une stratégie de spécialiste.

(ii) La communauté de rudérales est constituée d'espèces majoritairement annuelles dont les dates de germination s'échelonnent sur toute l'année. Ceci lui permet d'être présente quelle que soit la saison, mais l'expose à toutes les perturbations hydrologiques. Son développement d'étiage est par la suite plus faible que celui de la communauté de bord de cours d'eau. La communauté de rudérales présente une stratégie d'opportuniste.

La végétation pionnière du banc de galets de Monbéqui évolue donc en fonction de la fréquence des perturbations et des traits d'histoire de vie des espèces en place. Il nous paraît utile, en conclusion à ce travail, de replacer ce double contrôle dans le cadre d'un diagramme inspiré par celui que HILDREW & TOWNSEND (1987) ont proposé pour les communautés d'invertébrés d'eau courante. La diversité des communautés végétales pionnières dépend de deux facteurs principaux : la fréquence des perturbations (facteur abiotique) et la productivité végétale (facteur biotique). Les interactions qui se développent entre ces deux facteurs créent en effet le cadre dans lequel divers niveaux de diversité pourront se développer suite à des effets tels que ceux dus aux perturbations intermédiaires et aux compétitions interspécifiques. Sur une base générale de faible productivité, les communautés végétales pionnières des bancs de galets sont le plus souvent faiblement ou modérément diversifiées. Une élévation des capacités productives, soit temporairement avec des accumulations de litières ou de limons, soit plus durablement par suite du phénomène de succession, peut conduire à de plus fortes diversités en régime moyen de perturbations. Les habitats constitués par les bancs de galets en rivières permettent d'analyser les modalités de passage entre les trois types de communautés riveraines mentionnées dans la figure ci-dessus.

Source : MNHN

ANALYSES D'OUVRAGES

J.-C. GUYOMARC'H.– ***Abrégé d'Éthologie.*** **Collection Abrégés de Sciences, Masson, Paris, 1995. 2ème édition, 241 pages, 84 figures. Prix : 146 Francs.**

Voici la seconde édition de l'abrégé d'éthologie, largement refondue et complétée. L'élargissement de cette édition à l'évolution des espèces et des écosystèmes correspond à l'esprit d'ouverture de l'éthologie actuelle. La qualité intégrative de l'éthologie, matière étroitement liée à la physiologie, l'éco-éthologie, la taxinomie et la génétique, est démontrée dans l'introduction qui définit clairement la spécificité et les limites de la discipline.

La première partie, consacrée à la typologie du comportement, illustre la manière formelle et objective utilisée pour décrire et définir les actes moteurs puis leur organisation séquentielle. Le contrôle des actes moteurs par le système nerveux central est souligné par une approche neuro-éthologique moderne, c'est-à-dire considérant l'influence en retour de la proprioception et des canaux sensoriels. La structure et la fonction du comportement sont présentés à l'aide de nombreux exemples, démontrant que les conséquences mesurables des actes en termes de temps, d'énergie, de survie ou de succès reproducteur justifient l'organisation des actes moteurs en comportements efficaces. La valeur fonctionnelle des comportements est présentée en deux chapitres : l'action directe et la communication ; cette distinction strictement formelle est justifiée par un souci didactique.

La seconde partie, traitant du déterminisme des comportements, met en évidence les mécanismes de sélection du stimulus efficace. Les facteurs externes sont séparés des facteurs internes, mais ces deux voies complémentaires sont systématiquement examinées aux niveaux éco-éthologique et étho-physiologique. Les relations entre les facteurs internes et externes de causalité sont d'ailleurs développées dans deux chapitres traitant particulièrement de la neuroéthologie, introduisant aux processus cognitifs, et de l'influence neuro-endocrinienne.

La troisième partie est dédiée à l'ontogenèse des comportements. Plutôt que de s'impliquer dans les conflits sur l'inné et l'acquis, l'auteur montre comment les informations héritées et l'expérience contribuent nécessairement au développement. L'élaboration de l'individu et des comportements est abordée entre l'organisme et son environnement. Quatre chapitres sont consacrés à l'ontogenèse. L'ontogenèse des structures du comportement concerne l'apparition et le développement d'une réponse adaptative complexe ; la maturation, ainsi que l'expérience et ses rôles de facilitation et d'induction sont illustrés dans un chapitre sur l'action directe, l'ontogenèse des signaux et l'influence des facteurs génétiques dans un chapitre spécifique. Le développement du lien stimulus-réponse et l'ontogenèse des relations sociales complètent cette partie largement refondue.

La quatrième partie traite de l'éthologie sociale. Un chapitre nommé psychosociologie considère le niveau individuel de développement du comportement social, puis deux sections de socioécologie soulignent dans une approche plus large les avantages de la socialité en termes de survie et de reproduction.

La cinquième partie considère l'évolution des comportements, tout d'abord par l'intermédiaire de la variabilité phénotypique et des effets de la sélection, puis dans une approche phylogénétique. La difficulté de cette dernière approche est soulignée en abordant l'éthologie humaine, ainsi que les limites de la théorie de la ritualisation, de l'approche comparatiste et du concept d'homologie.

Ce livre, principalement destiné aux étudiants en biologie animale et en psychologie, doit également susciter l'intérêt d'un large public. Il constitue une excellente introduction à l'éthologie et au large champ d'observations et de réflexions qu'elle englobe. Les références à des travaux récents ont été apportées. Bien que l'essentiel de la bibliographie soit identique à celle de la première édition (70 % des références sont antérieures à 1980), les interprétations sont toujours pertinentes. Par sa nature abrégée, cet ouvrage ne peut apporter une vision plus complète des mécanismes évolutifs sous-jacents. Le lecteur devra se diriger vers des ouvrages spécialisés pour mieux comprendre l'influence de la sélection naturelle et sexuelle ou de la génétique quantitative sur l'évolution des comportements.

Marc THÉRY

J.-C. MATHIEU.– ***La protection internationale de l'environnement.*** **Édition Presses Universitaires de France, Collection "Que sais-je ?", 1995, 127 pages.**

Conseiller maître à la Cour des Comptes, Jean-Luc MATHIEU nous offre aujourd'hui la réédition d'un ouvrage publié en 1991. Le domaine de l'environnement est lui aussi marqué par l'évolution des sciences et des techniques et par l'accélération de l'Histoire. Il est d'autant plus nécessaire d'y revenir fréquemment que les agressions qu'il subit croissent chaque jour à travers le monde, en nombre et en intensité, et que le rythme et l'étendue des recherches qui s'y consacrent soulignent que la seule solution aux problèmes posés ne pourrait être trouvée que dans une réglementation internationale d'ailleurs bien difficile à établir en raison des intérêts étatiques, économiques ou capitalistes.

Déjà remarqué par sa qualité lors de la première parution, ce nouveau "*Que sais-je ?*" est plus qu'une simple refonte dictée par l'apport chronologique des textes juridiques nouveaux : la mise à jour des données anciennes est assurée de façon complète qu'il s'agisse, par exemple, de l'attitude des gouvernements, des effectifs des ONG intéressées, du nombre d'États liés par telle ou telle convention, et, bien entendu, des accords ou traités internationaux.

Une brève introduction justifie "le pourquoi" d'une protection internationale de l'environnement imposée à la fois par l'étendue

Source : MNHN

géographique des problèmes rencontrés, par la mondialisation progressive de l'économie capitaliste, et par la nécessaire coopération internationale.

Huit chapitres suivent qui, distribués en trois parties, traitent de la dégradation de l'environnement, du droit international déjà établi pour la combattre, et des révolutions que doivent accepter les mentalités actuelles pour permettre "de prendre, à l'échelle mondiale, des décisions dont il est pourtant évident qu'elles s'imposent d'urgence".

L'analyse de la rapide dégradation de l'environnement conduit à un tragique constat : l'homme détruit dans l'insouciance les bases de sa vie.

Les diverses agressions subies par la planète sont étudiées ici dans leur contexte humain, social et économique, et accompagnées des précisions statistiques, scientifiques et techniques indispensables, aussi bien pour les pays riches que pour les pays pauvres ; titres et sous-titres conduisent successivement aux réflexions qu'imposent les nombreuses atteintes aux forêts, la réduction de la diversité des espèces animales, la raréfaction des eaux de qualité, l'extension de la dégradation des sols, la mer traitée en poubelle, la pollution de l'air, les atteintes à l'ozone stratosphérique et le renforcement de la concentration des gaz à effet de serre.

Des accords internationaux existent cependant pour lutter contre le péril mais la plupart d'entre eux sont "très insuffisamment protecteurs et fort mal respectés".

Après un rappel des sources et caractéristiques du droit international de l'environnement, l'auteur présente tour à tour les mesures prises pour sauvegarder la vie animale et la vie végétale, prévenir les pollutions continentales, protéger les mers et les océans, et combattre les atteintes portées à l'air et à l'atmosphère.

"Protéger l'environnement, c'est protéger la partie de l'univers dans laquelle est concentrée toute vie actuellement connue, qu'on appelle la biosphère... patrimoine vital commun de l'humanité".

Sitôt posée cette définition, une référence à la Déclaration de Stockholm (1972) permet d'indiquer ce qu'il convient de réglementer et les difficultés que soulèvent les nécessaires harmonisations des concepts nationaux pour admettre un droit international.

Le lecteur trouvera ensuite de précieuses indications sur les institutions concernées :

• *Organisations internationales* : ONU, Programme des Nations Unies pour l'Environnement (PNUE), Agence internationale de l'Énergie atomique (AIEA), Organisation météorologique mondiale (OMM), Organisation maritime internationale (OMI), UNESCO, Organisation des Nations Unies pour l'Alimentation et l'Agriculture (FAO), Commission Économique des Nations Unies pour l'Europe (CEEONU) ;

• *Organisation européennes* : Conseil de l'Europe et Union européenne (UE);

• *Organisations Non Gouvernementales* établies à l'échelle mondiale : Union Mondiale pour la Nature (UICN), Fonds Mondial pour la Nature (WWF), Greenpeace.

Cette présentation détaillée se clôt par une mise en relief de quelques spécificités du droit international et en particulier du droit de l'environnement dont "l'esprit de ses traités-lois reconnaît la responsabilité de la chaîne des acteurs de la vie sociale etc., et ne met les États au premier plan que parce que" chacun d'eux possède "le monopole de la contrainte dans son aire géographique".

Le droit international de l'environnement reste cependant marqué de faiblesses : "chaque traité n'engage que les États qui en sont Parties", chacun d'eux "n'organise qu'une protection toute relative et d'un certain nombre d'aspects seulement de l'environnement"; enfin "ce droit est souvent lentement et/ou mal appliqué, et le contrôle de son application est très insuffisant ou inexistant".

On ne peut qu'énumérer les développements qui se succèdent alors pour dresser l'inventaire des accords internationaux déjà intervenus dans les divers champs de protection de l'environnement :

• *Sauvegarde de la vie animale et végétale* : protection des phoques dans le Pacifique Nord, des baleines, des ours du pôle Nord, de la vigogne andine, Convention de Washington sur le commerce international des espèces menacées d'extinction (CITES), Convention de Bonn sur la conservation des espèces migratrices appartenant à la faune sauvage, Convention internationale sur la Biodiversité, Traité de Washington sur l'Antarctique suivi de la Convention de Canberra et du protocole de Madrid, Convention sur la flore, la faune et les beautés panoramiques naturelles des pays de l'Amérique, Convention africaine sur la conservation de la nature et des ressources naturelles, Convention de Paris (1902 puis 1950) sur la protection des oiseaux, Convention de Berne sur la flore et la faune sauvages, Convention de Barcelone (aires protégées de la Méditerranée), Convention de Kuala-Lumpur sur la conservation de la nature et des ressources naturelles dans le sud-est asiatique.

• *Protection de certains milieux* : Convention de Ramsar sur les zones humides d'importance internationale, Convention de Paris sur la protection du patrimoine mondial culturel et naturel (UNESCO), Accord pour la protection des zones boisées entre les tropiques (dont les résultats ont été pratiquement nuls).

• *Prévention des pollutions continentales* :
  * *sauvegarde des eaux continentales* : Conférence de Stockholm, Charte européenne de l'eau, Accords internationaux caractérisés par une approche géographique (Grands Lacs canadiens, Lac de Constance, Rhin en aval de ce lac, Protection du Rhin contre la pollution chimique) ou technique (Diverses directives de la CEE), Programme des Nations Unies pour la gestion des ressources en eaux continentales ;
  * *protection contre les produits dangereux pour l'environnement* : réglementation communautaire sur la gestion des déchets, Recommandation de l'OCDE notamment sur le réemploi et le recyclage, Code international de la FAO sur la distribution et l'emploi des pesticides, Directives PNUE sur les produits et déchets toxiques, Règlements divers sur les transports internationaux de déchets.

• *Protection des mers et des océans, contre les nuisances des rejets et les pollutions dues au trafic maritime* : Convention internationale pour la sauvegarde de la vie en mer, Convention sur le Règlement international pour prévenir les abordages en mer, Convention internationale sur l'intervention en haute mer en cas d'accident entraînant ou pouvant entraîner une pollution par les hydrocarbures, Convention internationale pour la préven-

Source : MNHN

tion de la pollution par les navires, Convention de Londres sur l'immersion des déchets, diverses conventions régionales dont la Convention de Barcelone concernant la Méditerranée, la Convention des Nations unies sur le droit de la mer (Montego Bay, 1982) dont les États développés ont fait disparaître, par intérêt personnel, les aspects économiques supranationaux.

• *Protection de l'air et de l'atmosphère* : Recommandations de l'OCDE, Directives de la Communauté Européenne, Accords entre USA et Canada, Convention cadre pour la protection de la couche d'ozone (Vienne, 1985), Protocole de Montréal réglementant l'emploi des CFC (chloro-fluoro-carbones), Déclaration d'Helsinki traitant du même objet, mais sans portée obligatoire puisqu'elle n'est qu'une déclaration.

Se situant clairement dans une perspective novatrice, la dernière partie de l'ouvrage prend l'aspect d'un plaidoyer pour les révolutions qui seules conduiront à la protection effective de l'environnement.

J.-L. MATHIEU, qui n'a jamais manqué de souligner au cours des différents chapitres le rôle néfaste de l'économie capitaliste, de la puissance des pays développés et des égoïsmes étatiques, se montre sans complaisance pour dénoncer les faiblesses des traités ou documents issus de la Conférence de Rio dont les résultats sont indignes des espoirs qu'elle avait suscités.

Le trait devient incisif pour stigmatiser la Convention sur les changements climatiques "adoptée grâce à sa navrante débilité", la Convention sur la biodiversité signée sous une forme "affadie", la Convention sur la forêt qui n'est plus qu'une "vague déclaration etc., parfaitement insuffisante pour freiner le rythme des destructions".

"La "Déclaration de Rio" sur l'environnement et le développement n'est qu'un texte de philosophie générale", "l'Agenda 21" est certes un "volumineux document de référence" mais "il faudrait de fortes volontés et d'importants crédits" pour réaliser son programme, et le Fonds pour l'environnement mondial (FEM) n'a pu recueillir les fonds nécessaires pour répondre à ses objectifs.

Au terme de cette analyse plutôt décevante, J.-L. MATHIEU se refuse cependant à une conclusion pessimiste : les dangers qui menacent l'humanité "sont potentiellement partout dans les zones riches de la planète et pas seulement dans le Tiers Monde, dans les classes dirigeantes et pas seulement chez les "lampistes". Cette constatation incite à l'optimisme."

Trois axes de réflexions et de réalisations peuvent mener "vers une conscience mondiale écologique" :

• *Mettre en œuvre des volontés nouvelles* : pour "répondre aux besoins du présent sans compromettre la capacité de satisfaire ceux des générations futures"; il faut économiser l'énergie et faire choisir des énergies non polluantes, réutiliser et recycler, freiner l'accroissement démographique, procéder à des réformes foncières mettant fin aux inégalités dans la répartition des sols et modifier enfin nos rapports avec le Tiers Monde écrasé par les dettes qu'il a contracté envers les pays capitalistes.

• *Promouvoir des valeurs et des concepts nouveaux* pour ne plus être dépendant de "la logique néolibérale de prédation et d'agression qui anime les enragés du marché"; il convient donc de changer les rapports de l'homme à la nature, la technique sans philosophie risquant fort de conduire l'humanité à sa perte, de remettre l'économie à sa place, de réanalyser nos conceptions du progrès, de passer de la croissance économique au développement humain et d'encadrer le libéralisme par une planification exprimant de nouvelles valeurs capables de préférer la sauvegarde de la biosphère aux objectifs des marchés monétaires et financiers.

• *Créer des institutions mondiales* "capables de prendre et de faire exécuter des décisions à la hauteur des enjeux".

Souhaitée par les Chefs d'États signataires de la Déclaration de la Haye, en 1989, et par le Sommet des Sept la même année, cette orientation n'a pas encore pris forme, en raison des réticences étatiques. Elle s'impose cependant.

On recommande ce "*Que sais-je* ?" à tous ceux qui s'intéressent aux problèmes nationaux et internationaux posés par l'environnement. L'intérêt du lecteur reste entier tout au long de l'ouvrage tant l'auteur y allie avec la plus grande aisance et un parfait humanisme les points de vue du sociologue, du juriste et de l'économiste pour conclure avec force par un appel à une éthique faite de sagesse et d'altruisme, seule capable de promouvoir une conscience mondiale écologique et de conduire aux structures internationales pouvant assurer la survie du patrimoine commun de l'humanité.

Geneviève HUMBERT

F. ATHIAS-BINCHE.– *La Phorésie chez les acariens. Aspects adaptatifs et évolutifs*. Éditions du Castillet, Perpignan, 1994. 180 pages. 53 figures, 16 clichés 20 tableaux. English summary. Prix : 220 FF ou $44 US.

"*La phorésie est un phénomène par lequel un animal se fixe sur un autre animal pour se disséminer. Elle est vitale chez les espèces vivant dans les milieux morcelés, fluctuants ou transitoires*". Parmi les groupes zoologiques terrestres, on trouve des animaux phorétiques chez les nématodes, les mollusques et les arthropodes, dont les acariens, sujet de cet ouvrage (chapitre 3).

L'animal dans sa phase phorétique est ainsi favorisé sans pour autant porter, soi-disant, préjudice à son hôte. Ceci n'est pas absolument vrai, même si pendant son déplacement, aux dépens de son hôte, il "entre en quiescence, ne se nourrit pas et cesse son développement" (chapitre 3). On pourrait croire, en principe, à une association du type commensalisme (pour les définitions des différents types d'interaction voir ODUM, 1971, et DREUX, 1980). Toutefois, l'hôte n'est pas indifférent à cette association, une fois que son activité en est perturbée (chapitre 7). Elle est plutôt du type parasitisme, voire pseudo-parasitisme. D'ailleurs, l'évolution du couple phorétique-hôte tend en plusieurs cas vers des couples parasite-hôte, prédateur-proie (chapitres 3, 9 et 10). Mais ceci n'est vrai que pour l'animal phorétique en tant qu'espèce, qu'ensemble de phases de développement, pas pour sa seul phase phorétique. C'est seulement dans ce sens que l'évolution du couple phorétique-hôte tend dans d'autres cas vers la symbiose/mutualisme, la compétition (*cf.* chapitres 11 et 12).

L'analyse de ces comportements écologiques, basée sur des exemples puisés chez les acariens, est détaillée par l'auteur d'un point de vue biologique, adaptatif et évolutif. L'ouvrage est constituée par quatorze chapitres de taille inégale.

Le premier chapitre introduit le sujet en indiquant que la phorésie est "particulièrement fréquente chez les acariens",

Source : MNHN

acariens qui sont brièvement présentés dans le deuxième chapitre. Le terme "phorésie" et la définition du phénomène, dus à LESNE (1896), sont discutés dans le chapitre trois. Le chapitre quatre concerne les adaptations fonctionnelles à la phorésie. Ces adaptations sont principalement de caractère morphologique, dont le mode de fixation sur l'hôte et/ou physiologique, "notamment l'économie hydrique". Néanmoins, ce sont les adaptations étho-écologiques qui ont une signification évolutive plus marquée : déclenchement du phénomène, recherche de l'hôte, reconnaissance de l'hôte et des sites favorables à la fixation sur celui-ci, diapause pendant la migration, détachement de l'hôte... Dans le chapitre cinq, l'auteur traite de la phorésie vraie et des stratégies de dispersion. La phorésie est donc un phénomène vectoriel qui permet l'invasion ou la colonisation de nouveaux sites écologiques naturels ou artificiels (anthropiques) par des espèces vivant dans d'autres habitats naturels. Ceci se traduit par des stratégies démographiques adéquates, principalement du type stratégie-r, et le développement de polymorphismes (chapitre 6). L'effet de la phorésie simple sur l'hôte est analysé dans le chapitre sept. Provoquée normalement "par des événements extérieurs ou des facteurs dépendant de la densité", la phorésie peut être occasionnelle ou accidentelle, facultative ou obligatoire, et présente dans un seul ou dans tous les stades de développement de l'espèce phorétique (chapitre 8). Par ailleurs, les acariens étant des animaux phorétiques sur un grand nombre d'animaux de différents groupes zoologiques sont soit spécifiques à un seul groupe ou espèce (sténoxènes), soit présents sur différents hôtes (euryxènes) (chapitre 9). Les espèces euryxènes peuvent évoluer vers la prédation tandis que les espèces sténoxènes vont évoluer vers le mutualisme/symbiose ou le parasitisme (chapitres 9, 10 et 12), voire vers la compétition (chapitre 11). Un chapitre intéressant et important est celui des "aspects appliqués de la phorésie" (chapitre 13). De l'emploi des acariens phorétiques dans la lutte contre les insectes nuisibles (xylophages, phytophages...) à leur dissémination comme espèces nuisibles (des denrées conservées, des poussières, des collections de muséum...) toute une gamme d'applications" est passée en revue. En conclusion (chapitre 14), les aspects adaptatifs, évolutifs et coévolutifs, voire de spéciation, montrent l'intérêt fondamental de l'étude de la phorésie dans le cadre de l'évolution de la biosphère.

La mise à jour du problème de la phorésie, en particulier chez les acariens, par le Dr. Françoise ATHIAS-BINCHE fait de ce livre, assez bien structuré, un document essentiel, voire indispensable à tout étudiant ou chercheur qui s'intéresse aux questions d'écologie évolutive.

J.-P. CANCELA DA FONSECA

Colette CHASSARD-BOUCHAUD.– *L'écotoxicologie.* Coll. Que Sais-je ?, Presses Universitaires de France, 1995, 128 pages.

Comme la plupart des livres publiés dans cette collection, cet ouvrage veut apporter de façon résumée les éléments de connaissance nécessaires à "l'honnête homme" sur un sujet extrêmement vaste qui est celui de la pollution de notre environnement et de ces effets sur notre santé. Aussi l'auteur est bien obligé de faire un choix dans les sujets abordés.

En douze chapitres, les thèmes suivants sont envisagés : qualité de l'air, chlore etc., PCV, PCB, DDT, CFC, dioxine, effet de serre, ozone, pluies acides, pesticides, métaux toxiques, éléments radioactifs, environnement-alimentation et cancer. Cette grande diversité des sujets abordés fait qu'aucun thème ne peut être approfondi et que l'on reste le plus souvent dans des généralités et des banalités, sources d'erreurs et de conclusions hâtives. Ainsi, on trouve rarement une estimation chiffrée des émissions anthropiques des divers polluants évoqués, que ce soit en France ou dans le monde (or diverses organisations font régulièrement le point sur ces problèmes : IFEN, OCDE...), ne permettant pas d'apprécier l'impact que ces émissions peuvent avoir par rapport aux émissions naturelles. Quand l'auteur parle des effets sur la santé humaine, aucune enquête épidémiologique sur les effets à long terme des polluants n'est citée. La nécessaire contraction de l'information pour un tel ouvrage amène à passer sous silence des phénomènes importants ; ainsi le phénomène des pluies acides et ses conséquences sur les forêts n'est-il étudié qu'à travers le problème du dioxyde de soufre et des oxydes d'azote, alors que le rôle fondamental de l'ozone sur le dépérissement des plantes est passé sous silence.

Par ailleurs, ce livre aborde essentiellement les problèmes de pollution atmosphérique et leurs effets en relation avec la santé humaine. C'est en cela que le titre de l'ouvrage est trompeur, car ce titre "l'écotoxicologie" aurait pu faire penser à un ouvrage présentant ce qu'est le domaine de l'écotoxicologie à partir d'exemples précis et bien choisis : les processus de bioaccumulation des polluants, la biotransformation des polluants, le transfert des polluants et de leurs métabolites, le bilan de la pollution de l'environnement dans ses trois compartiments (air, sol, eau), les effets sur les populations, sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes... Ce livre traite beaucoup plus de la toxicologie des atmosphères polluées que des problèmes généraux d'écotoxicologie.

Par son ambition louable, mais par le caractère restreint de sa pagination, ce livre manque son but et nous ne pouvons pas le recommander à des étudiants, et encore moins à des enseignants-chercheurs ; le public visé ne peut être que le grand public.

M. ÉCHAUBARD

Source : MNHN

INSTRUCTIONS TO AUTHORS

Ecologie, the journal of the Société Française d'Ecologie, publishes works in all fields of ecology, basic or applied. Manuscripts should be written preferentially in French or English. The journal publishes also thesis abstracts and forum, that is section of opinion exchanges and scientific proceedings.

Printed texts should not exceed 10 pages including figures, tables, bibliography and appendix. However, synthesis papers could up to 15 printed pages. Exceptionally, longer manuscripts could be considered. Texts for thesis abstracts or forum should not exceed 2 printed pages, possibly with some figures and no references.

Manuscripts are submitted in triplicate (original manuscript plus 2 copies of text, figures, tables and appendix) in final form. They should be typed, double spaced, on one side of the A4 size paper (21 x 29.7 cm) with margin of 5 cm. Manuscripts should be divided into the following sequence :

- the title
- surname of author(s) and their full name
- full address or different addresses if necessary
- an abstract of up to 800 signs written in French and English (it should be mentioned if it is an original or perfecting work)
- the title written in the opposite language than the one used for the text
- an abridged version up to 5,000 signs written in the opposite language
- the key words written in French and English
- a running title of up to 40 signs written in the opposite language
- main text with evident subtitles and paragraphs, and mentioning into the margin, written in pencil, passages that can be printed in small types. No other typographic indication must be mentioned, excepted Latin name of organisms simple underlined, and the author's surnames double underlined. Author's surnames are typed in small letters.

Tables should be numbered in Roman numerals and should be ready for use as a plate by the printer, if necessary. Legends are written in French and English and are typed sequentially on a separate sheet.

Illustrations, drawings and photographs, are numbered in Arabic numerals and are made according to the journal format, anticipating reduction possibilities, especially concerning letters, numerals and symbols. Only original drawings are considered. Illustrations should not exceed format 40 x 30 cm and should be sent in flat form. Authors indicate in pencil the reduction percentage and number wanted for each illustration. Legends are written in French and English and are typed sequentially on a separate sheet.

The bibliography is presented as follows :

CHITTY, D., PIMENTEL, D. & KREBS, C.J., 1968.— Food supply of overwintering voles. *J. Anim. Ecol.*, 37 : 113-120.

ARTHUR, W., 1987.— *The niche in competition and evolution.* Wiley and Sons, Chichester : 175 p.

GARAY, I. & NATAF, L., 1982.— Microarthropods as indicators of human trampling in suburban forests. *In*: BORNKAMM, R., LEE, J.A. & SEAWARD, M.R.D. (eds), *Urban Ecology*, Blackwell Scientific Publications, Oxford : 201-207.

CLEMENT, B., 1987.— *Structure et dynamique des communautés et des populations végétales des landes bretonnes.* Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Rennes 1 : 320 p.

Manuscripts stored on computer (MS DOS or MACINTOSH) should be saved under ASCII form or with any standard word processing software. Mac Draw (Pict) or Illustrator (EPS) can be used for drawings. Authors should not submit texts saved under paginator and should not use 5"1/4 HD disks.

Any papers not conformed to journal standards will be returned to authors. Manuscripts are submitted to two reviewers at least. Reviewing is about one month. Authors must answer to the comments of reviewers on a separate sheet. When the paper may be published after major revision, the corrected version is submitted to the reviewer again

Authors will receive only one set of proofs for checking. Proofs must be returned to the publisher within 8 days, including reprint's order (no reprints are sent free of charge to authors). If papers are not returned within the delay of 8 days, the publisher will check proofs and then no reprint could be ordered. Only typographic details should be corrected. Other corrections will not be considered. Any modification or addition will be charged to authors. Authors are required to bear the cost of photograph plates and to order them with reprint's order.

Thesis abstracts are typed mentioning in the following sequence : Author's surname and name, the title of thesis, the number of pages, kind of thesis, University, the day of thesis's defence, board members. Proofs of thesis abstracts are checked by the publisher. Texts for forum are directly published. However, the publisher keeps the right to recommend to authors some modifications that seem needed.

Source : MNHN

INSTRUCTIONS AUX AUTEURS

Écologie, revue scientifique de la Société Française d'Écologie, publie des travaux dans tous les domaines de l'écologie, aussi bien fondamentale qu'appliquée. Les articles sont rédigés de préférence en français ou en anglais. La revue publie aussi des résumés de thèse ainsi qu'une tribune libre, lieu d'échange d'opinions et de débats scientifiques.
La longueur d'un article, une fois imprimé, ne doit pas excéder 10 pages, figures, tableaux, bibliographie et annexes compris. Toutefois, dans le cas d'articles de synthèse, la longueur pourra atteindre 15 pages imprimées, tout compris. Exceptionnellement, des articles plus longs pourront être pris en considération. Les textes proposés pour la Tribune ne devront pas excéder l'équivalent de 2 pages imprimées, tout compris. Les résumés de thèses devront tenir en 2 pages imprimées, y compris d'éventuelles figures ; ils ne devront pas comporter de bibliographie.

Les manuscrits des articles seront fournis en 3 exemplaires (original + 2 copies du texte, des figures, tableaux et annexes) sous leur forme définitive. Ils devront être entièrement dactylographiés au recto de feuilles 21 x 29,7 cm avec double interligne et marge de 5 cm. Ils devront comprendre, dans l'ordre :
• Le titre ;
• Les noms du ou des auteurs avec les prénoms en toutes lettres ;
• L'adresse complète, ou les différentes adresses si nécessaire ;
• Un résumé en français et un « abstract » en anglais de 800 signes chacun, au plus. Il devra être indiqué si l'article correspond à un travail original ou à une mise au point ;
• La traduction en anglais du titre, ou sa traduction en français si l'article est écrit en anglais ;
• Une version abrégée de 5000 signes, en anglais si l'article est en français et inversement.
• Les mots-clés en français et les « key-words », en anglais ;
• Une proposition de titre courant, en français ou en anglais, selon le cas, ne dépassant pas une quarantaine de signes ;
• Le texte proprement dit, avec mise en évidence des sous-titres et paragraphes et mention dans la marge, au crayon, des passages pouvant être composés en petits caractères. Aucune autre indication typographique ne devra être mentionnée, à l'exception des noms latins des organismes, soulignés d'un trait, et des noms d'auteurs, soulignés de deux traits. Les noms d'auteur seront écrits en minuscules.
Les tableaux, numérotés en chiffres romains, seront conçus pour pouvoir être clichés directement par l'imprimeur, le cas échéant. Les légendes seront fournies en français et en anglais. Elles seront dactylographiées sur des feuilles distinctes, à la suite.

L'illustration, dessins et photographies, sera numérotée en chiffres arabes. Elle devra être conçue en tenant compte du format de la revue, en prévoyant des possibilités suffisantes de réduction, notamment en ce qui concerne les lettres, chiffres et symboles. Seuls les dessins originaux seront acceptés. Les illustrations ne devront pas dépasser le format 40 x 30 cm et être expédiées à plat, non enroulées. La réduction souhaitée pour chacune d'elle sera indiquée au crayon, ainsi que la numérotation. Les légendes seront fournies en français et en anglais. Elles seront dactylographiées sur des feuilles séparées, à la suite.

La bibliographie sera présentée conformément aux modèles suivants :

CHITTY, D., PIMENTEL, D. & KREBS, C.J., 1968.– Food supply of overwintering voles. *J. Anim. Ecol.,* 37 : 113-120.

ARTHUR, W., 1987.— *The niche in competition and evolution.* Wiley and Sons, Chichester : 175 p.

GARAY, I. & NATAF, L., 1982.– Microarthropods as indicators of human trampling in suburban forests. *In* : BORNKAMM, R., LEE, J.A. & SEAWARD, M.R.D. (eds), *Urban Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford : 201-207.

CLÉMENT, B., 1987.– *Structure et dynamique des communautés et des populations végétales des landes bretonnes*. Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Rennes 1 : 320 p.

Les articles saisis sur micro-ordinateur (MS.DOS ™ ou MACINTOSH™) devront être enregistrés en ASCII ou sous un traitement de texte classique. Les illustrations de type Mac Draw™ (format Pict) ou Illustrator™ (format EPS) peuvent être utilisées.
Ne pas envoyer de texte sous paginateur ni de disquettes 5'1/4 ***de type HD****.*

Tous les manuscrits qui ne répondront pas aux normes ci-dessus seront retournés à leurs auteurs. Les manuscrits admis sont soumis à un minimum de deux lecteurs. La durée de l'analyse demandée est fixée à un mois. Il est demandé aux auteurs de répondre explicitement aux commentaires sur feuille séparée. Dans le cas où un lecteur a demandé une révision majeure, la version révisée de l'article lui est soumise pour vérification.

Les auteurs recevront un seul jeu d'épreuves pour correction. Elles devront être retournées à la Rédaction dans un délai de huit jours, accompagnées de la commande de tirés-à-part (il n'est pas fourni de tirés-à-part gratuits). Faute d'un retour dans ce délai, la Rédaction procédera à la correction des épreuves et il ne sera pas commandé de tirés-à-part. Seules les erreurs typographiques devront être corrigées ; aucune correction d'auteur ne sera acceptée. En tout état de cause, toute modification (ou addition) sera facturée à l'auteur. Les frais de clichage des photographies sont à la charge de l'auteur (le cas échéant, en spécifier la commande en même temps que celle des tirés-à-part).
Les résumés de thèses devront être dactylographiés en indiquant, dans l'ordre : le nom et le prénom de l'auteur, le titre de la thèse, son nombre de pages, le type de thèse, l'Université, la date de soutenance, la composition du jury. Les épreuves des résumés de thèses sont corrigées par la Rédaction.

Les textes proposés pour la Tribune sont en principe publiés directement. Toutefois, la Rédaction se réserve le droit de conseiller aux auteurs les améliorations qui lui semblent nécessaires.

Adhésion à la Société Française d'Écologie/Price for SFE Members (Exclusively)

	Cotisation & Lettre de la S.F.E.	Cotisation & Lettre SFE + Ecologie
FRANCE & C.E.E	200,00 F	450,00 F
ETRANGER hors CEE	200,00 F	500,00 F
Étudiants, Stagiaires étrangers	50,00 F	190,00 F

Abonnement 1995 à Ecologie Vol. 26 (1) au Vol. 26 (4)
Numéro de Commission Paritaire : 50062

Tous nos tarifs s'entendent en francs français, frais de port inclus.
Subscriptions are accepted for calendar year only - Cancellations are not accepted - Trimestrial

Prix public	**H.T**	**T.V.A. 2,1 %**	**TOTAL TTC**
FRANCE	509,30 F	10,70 F	520,00 F
CEE	509,30 F		509,30 F
ETRANGER hors CEE	540,00 F		540,00 F

Agence d'abonnement & librairie Française : remise 10 % (sur prix public HT)

	H.T	**T.V.A. 2,1 %**	**TOTAL TTC**
FRANCE	458,37 F	9,63 F	468,00 F
CEE	458,37 F	9,63 F	468,00 F
ETRANGER hors CEE	486,00 F	10,21 F	496,21 F

Agence d'abonnement & librairie CEE et hors CEE: remise 10 % (sur prix public HT)

Adresse de livraison	**H.T**	**T.V.A. 2,1 %**	**TOTAL TTC**
FRANCE	458,37 F	9,63 F	468,00 F
CEE	458,37 F		458,37 F
ETRANGER hors CEE	486,00 F		486,00 F

SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE
c/o M. ECHAUBARD,
Laboratoire de Zoologie-Institut National Agronomique
16, rue Claude-Bernard - 75231 Paris cedex 05
Tél. 33-1-44.08.18.22. - Télécopie : 33-1-44.08.18.56.
C.C.P. 30 279 62 D LA SOURCE

Les correspondances concernant la revue devront être adressées directement à :

ÉCOLOGIE
Laboratoire d'Écologie Générale
Muséum National d'Histoire Naturelle
4, avenue du Petit-Château - 91800 Brunoy
Téléphone : 33-1-60.47.92.00.
Télécopie : 33-1-60.46.57.19.

IMPORTANT** : Les cotisations et les abonnements doivent être payés directement et de façon impersonnelle à la **SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE.

LOUIS-JEAN 05003 GAP CEDEX

Dépôt légal : 933 — Décembre 1995

Source : MNHN

Source : MNHN

ÉCOLOGIE
— TOME 26 - N° 3 —
Septembre 1995

SOMMAIRE

LEIGH, E.J. (Jr.) & ROWELL, J.E.– L'évolution du mutualisme et des autres formes de relations harmonieuses entre espèces à différents niveaux dans l'organisation du vivant **131**

ROBIN, A.-M. & DUCHAUFOUR, P.– Typologie des stations forestières : exemple de Fontainebleau **159**

STRASBERG, D.– Processus d'invasion par les plantes introduites à La Réunion et dynamique de la végétation sur les coulées volcaniques **169**

Résumés de thèses **181**

Analyses d'ouvrages **187**

CONTENTS

LEIGH, E.J. (Jr.) & ROWELL, J.E.– The evolution of mutualism and other forms of harmony at various levels of biological organization. **131**

ROBIN, A.-M. & DUCHAUFOUR, P.– The typology of forest sites of the Fontainebleau forest **159**

STRASBERG, D.– Alien plant invasions on La Réunion island and vegetation dynamics on lava flows **169**

Thesis review **181**

Books reviews **187**

Source : MNHN